VISIT…

М. А. Сафонов

# СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ

Екатеринбург—2003

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ СТЕПИ

М. А. САФОНОВ

# СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ

Виктору Федоровичу Мухину
с уважением и благодарностью
от ученика

ЕКАТЕРИНБУРГ — 2003

УДК 57.026+582.4(С173)
ББК 28.081+28.591(2Р36)
С21

Сафонов М.А. **Структура сообществ ксилотрофных грибов.** Екатеринбург: УрО РАН, 2003. ISBN 5-7691-1334-0.

В монографии обсуждаются вопросы структурно-функциональных особенностей сообществ дереворазрушающих грибов Южного Приуралья в пределах Оренбургской области. Дана характеристика основных типов структуры микобиоты и отдельных микоценозов лесов региона. Рассматриваются вопросы типологии и динамики структур, оценивается их значимость в устойчивости микоценозов.

Книга адресована микологам, экологам, ботаникам, преподавателям и студентам вузов биологических специальностей.

Ответственный редактор
член-корр. РАН А.А.Чибилев

Рецензенты:
доктор биологических наук З.Н.Рябинина
доктор биологических наук Г.Н.Соловых

ISBN 5-7691-1334-0

С $\frac{108(02)}{8П6(03)1998}$ БО

# ВВЕДЕНИЕ

Древесина является главным компонентом биомассы большинства наземных экосистем (Базилевич, 1976; Rodin, Basilevic 1967, 1968). В тундрах и саваннах, где общая биомасса древесины значительно меньше, чем в лесах, она тем не менее составляет большую долю наземной биомассы — до 60 % (Boddy, Watkinson, 1995). Помимо участия в формировании наземной биомассы, деревья вносят крупнейший вклад в общую подземную биомассу за счет одревесневающих корней. Эта лесная биомасса поставляет большую инвестицию углерода и минеральных веществ в биосферу. И это с учетом того, что ежегодный вклад древесного отпада в поступление азота и фосфора в наземную и подземную систему деструкторов значительно меньше, чем недревесного отпада, а из-за сравнительно медленного разложения древесины создается большой запас питательных веществ.

Учитывая важнейшую экосистемную, биосферную роль древесной растительности как активного участника круговорота веществ и энергии на планете (табл. 1), а также как среды обитания огромного количества различных живых организмов, вопрос об изучении, правильном использовании и сохранении лесов был и остается одним из наиболее важных аспектов природоохранной деятельности.

Несмотря на большой опыт работ по контролю за состоянием лесов, а также несомненные успехи в разработке новых, рациональных методов использования лесных ресурсов многие особенности лесов как специфического типа экосистем остаются недостаточно изученными. В особенности это можно отнести к организмам-деструкторам, которые являются обязательными компонентами данных экосистем, обеспечивающими нормальное функционирование в них круговорота вещества и энергии. К сожалению, в большинстве регионов нашей страны изучению системы редуцентов в лесных экосистемах уделяется очень мало внимания, в то время как этот момент особенно важен в рамках мониторинга лесов.

Создание сети мониторинга подразумевает наличие ряда ключевых участков, за счет чего биологический компонент —

Таблица 1

**Интенсивность потоков неорганических веществ в экосистемах, кг/га·год (Базилевич, 1976)**

| Потоки | Широколиственные | | | Степные | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | C | N | M | C | N | M |
| Продукция G, потребление х.э. | 1650 | 87 | 182 | 1520 | 66 | 195 |
| Продукция Pr, потребление х.э. | 1800 | 13 | 27 | 0 | 0 | 0 |
| Продукция R, потребление х.э. | 1115 | 17 | 43 | 5600 | 194 | 856 |
| Вымывание х.э. из G осадками | 50 | 6 | 60 | 76 | 5 | 35 |
| Отмирание G, переход в L | 1600 | 81 | 122 | 1444 | 29 | 146 |
| Отмирание Pr, переход в L′ | 1798 | 27 | 84 | 0 | 0 | 0 |
| Отмирание R, переход в V | 1115 | 17 | 43 | 5600 | 226 | 356 |
| Минерализация L+ L′, переход в A и Sl | 3058 | 74 | 184 | 1300 | 15 | 132 |
| Гумификация L+ L′, переход в Slh | 340 | 34 | 22 | 144 | 14 | 14 |
| Минерализация V переход в A и Sl | 1003 | 5 | 35 | 4480 | 96 | 746 |
| Гумификация V, переход в Slh | 112 | 12 | 8 | 1120 | 130 | 112 |
| Минерализация гумуса, переход в A и Sl | 452 | 46 | 30 | 1264 | 144 | 126 |
| Принос х.э. осадками в Sl | 50 | 6 | 100 | 38 | 4 | 79 |
| Вынос х.э. из Sl поверхностным стоком | 1 | 0,1 | 3 | 163 | 6 | 103 |
| Вынос х.э. из Sl нисходящими растворами | 2 | 0,5 | 4 | 0,1 | 0 | 1 |

Примечание: х.э. — химические элементы: C, K, Ca, Mg, N, Na, Fe, Al, Mn, Si, P, S, Cl; M — минеральные элементы, кроме C и N ; G — зеленая часть; Pr — древесина; R — корни; L — подстилка; L' — сухие деревья; V — мертвые корни; Sl — почва; Slh — гумус почвы; A — атмосфера.

объект мониторинга — "увязывается" с особенностями среды, а затем осуществляется контроль реакции видов на ее изменение. Таким образом, систематический мониторинг биоразнообразия территории невозможен без учета ее географических особенностей, инвентаризации видового состава компонентов мониторинга и изучения эколого-географических характеристик видов.

Одна из основных целей мониторинга — выявление многолетнего тренда изменений на всех основных уровнях организации живого (Сергеев, 1997), т.е. подразумевается, что мониторинг должен охватывать все группы живых организмов, существующих в изучаемой экосистеме. Только полный контроль может способствовать формированию реальной картины процессов, идущих в экосистеме, дать представление о перераспределении вещества и энергии по трофическим уровням. Чаще всего объектами мониторинга являются продуценты и консументы, т.е. растительные и животные организмы. Функционирование

системы редуцентов в большинстве случаев не привлекает специального внимания исследователей. Исследования системы редуцентов различных экосистем, в частности грибов, одной из крупнейших групп, осуществляющих деструкцию органики, их аут- и синэкологии, должно быть неотъемлемой частью системы мониторинга биоразнообразия. При этом изучение грибного компонента экосистем является и целью мониторинга, и одновременно средством достижения комплексности самого мониторинга.

До сих пор, с точки зрения интенсивности изучения видового состава и экологических характеристик, грибные организмы можно назвать аутсайдерами (в сравнении, скажем, с растительными организмами). Это серьезное упущение для биологической науки, поскольку грибы являются одной из крупнейших групп организмов. Прогностическая оценка видового разнообразия грибов колеблется от 250—300 тысяч (Мюллер, Леффлер, 1995) до 1,5 миллионов видов (Hawksworth, 1991). В настоящее время описано около 63 500 видов грибов (не считая 13 500 видов, соединенных с водорослями в лишайниках), из которых более 30 000 видов — макромицеты (Hudson,1986)

Мы остановимся на одной экологической группе грибов — ксилотрофных (дереворазрушающих) базидиомицетах. Они являются активнейшими разрушителями лигнина и целлюлозы, способными без помощи других организмов осуществлять деструкцию растительной органики (Степанова, Мухин, 1979). Исследование этой группы организмов — ключевой момент в познании механизмов формирования и функционирования блока микроконсументов лесных экосистем (Мухин, 1993).

По некоторым подсчетам (Мухин, 1978; Степанова, Мухин, 1979) 75 % всех дереворазрушающих базидиомицетов, встречающихся на территории бывшего СССР, составляют афиллофороидные грибы; 23 % — агарикоидные. Кроме того, дрожалковые грибы, сапротрофно развивающиеся на древесине, также могут быть отнесены к ксилотрофам, хотя их значение в процессе деструкции древесины еще не совсем ясно (Gilbertson, 1980).

Несмотря на то, что изучению этой группы грибов уделяется достаточно большое внимание, изученность региональных и локальных биот дереворазрушающих грибов до сих пор недостаточна. В настоящее время довольно хорошо изучены видовой состав и экосистемные функции ксилотрофных базидиомицетов лесной зоны Российской Федерации (Европейская часть, Урал,

Западная Сибирь, Дальний Восток) и ряда сопредельных территорий, характеризующихся большой лесистостью. Об этом, например, свидетельствует большое количество научных работ, посвященных изучению характеристик микобиоты Урала и Сибири (Бондарцев, 1953; Жуков, 1980; Любарский, Васильева, 1975; Мурашкинский, 1939, 1940; Мухин,1978, 1983, 1985, 1987, 1993; Мухин, Степанова, 1982, 1983; Наумов, 1915; Степанова, 1970, 1971, 1977; Степанова-Картавенко, 1967); фитопатологическому состоянию лесов этих регионов (Ванин, 1944; Ванин, Соловьев, 1948; Демидова, 1963; Жуков, 1978, 1985; Картавенко, 1955, 1960).

Однако целенаправленные работы по изучению дереворазрушающих грибов на южной границе распространения лесов (т.е. в южной части лесостепной и в степной зоне) ранее не проводились. До начала наших исследований — 1993 г. — имелись лишь отрывочные данные о микобиоте Оренбургской области, приводимые в работах А.С. Бондарцева (1953), С.И. Ванина (1929, 1930, 1931), Ю.В. Синадского (1953), М.В. Давиденко (1979, 1980, 1986), касавшихся грибов Бузулукского Бора; П.П. Воронцовского (1921), описавшего грибы окрестностей г.Оренбурга. Малая изученность видового состава микобиоты и тем более сообществ ксилотрофных грибов определяет актуальность исследований в этом направлении в Южном Предуралье.

Нашими исследованиями (1993—2002 гг.) были охвачены крупнейшие лесные массивы Южного Приуралья — как в лесостепной, так и в пределах степной зоны (рис. 1). Общая площадь обследованных лесов составила около 500 га в пределах 24 административных районов Оренбургской области. Общая протяженность маршрутов — 750 км.

Сбор образцов проводился по общепринятой методике. Их идентификация была произведена автором с использованием русскоязычной и зарубежной определительной литературы (Бондарцев, 1953; Давыдкина,1980; Бондарцева, Пармасто,1986; Gilbertson, Ryvarden, 1986, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Nordic macromycetes, 1997). В работе была использована система высших грибов, опубликованная Хенингом Кнудсеном в книге "Nordic Macromycetes" (1997), в создании которой приняли участие крупнейшие микологи мира — В. Юлих, Э. Пармасто, Л. Риварден, Р. Гилбертсон, Л. Эрикссон, Н. Халленберг, А. Каарик, Т. Нёмеле, Ян Вестрехольт. Эта система существенно отличается от применявшейся ранее. В ней отсутствует резкое разделе-

ние на трутовые и агариковые грибы, повышен уровень всех систематических категорий; во многом изменились подходы к выделению семейств в новой системе грибов, многие виды сгруппировались абсолютно по-новому. Информацию о распространении видов в России и в мире мы заимствовали из многочисленных источников, которые приводятся в конце книги. Представленность геоэлементов в биоте ксилотрофных грибов оценивалась исходя из данных о распространении в мире большей части отмеченных видов, приводимых в работах ряда авторов (Бондарцев, 1953; Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, Свищ, 1989; Мурашкинский, 1940; Нахуцришвили, 1975; Стороженко, Бондарцева, Соловьев, Крутов, 1992; Bernicchia, 1990; Gilbertson, Ryvarden, 1986, 1987; Ryvarden, 1991; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Ryvarden, Johansen, 1980).

В общей сложности было собрано 4500 образцов ксилотрофных грибов и сделано 120 описаний микоценозов на 44 площадках. Проанализирована скорость разложения древесины грибами на основе закладки 400 опытных образцов.

Некоторые лесные массивы пройдены нашими маршрутами неоднократно с целью исследования фенологии и экологии отдельных видов, а также для изучения сукцессий грибов на древесине. Исследования сукцессий проводились в 1995—2002 гг. в Бузулукском, Тюльганском и Оренбургском районах области, что позволило охватить все основные типы лесов Южного Приуралья (в том числе азональные — хвойные леса), а также обеспечило репрезентативность данных об изменении видового состава микоценоячеек в течение достаточно длительного времени. При этом за счетную единицу принималась заселенная единица субстрата. На пробных площадках было сделано картирование единиц субстрата с целью проведения многолетнего мониторинга. На каждом субстрате учитывался видовой состав ксилотрофных грибов, производящих его разрушение по наличию базидиом.

Многолетние исследования дали интересный материал для анализа варьирования биоты ксилотрофных грибов в широтном градиенте, а также позволили существенно увеличить список видов грибов региона, что было отражено в ряде публикаций (Сафонов, 1995, 1996, 1997, 1999, 2000а,б,в, 2001а,б). Однако мы хотели бы подойти к изучению дереворазрушающих грибов Южного Приуралья несколько с другой стороны. Наши наблюдения показали, что выявление видового состава грибов хотя и являет-

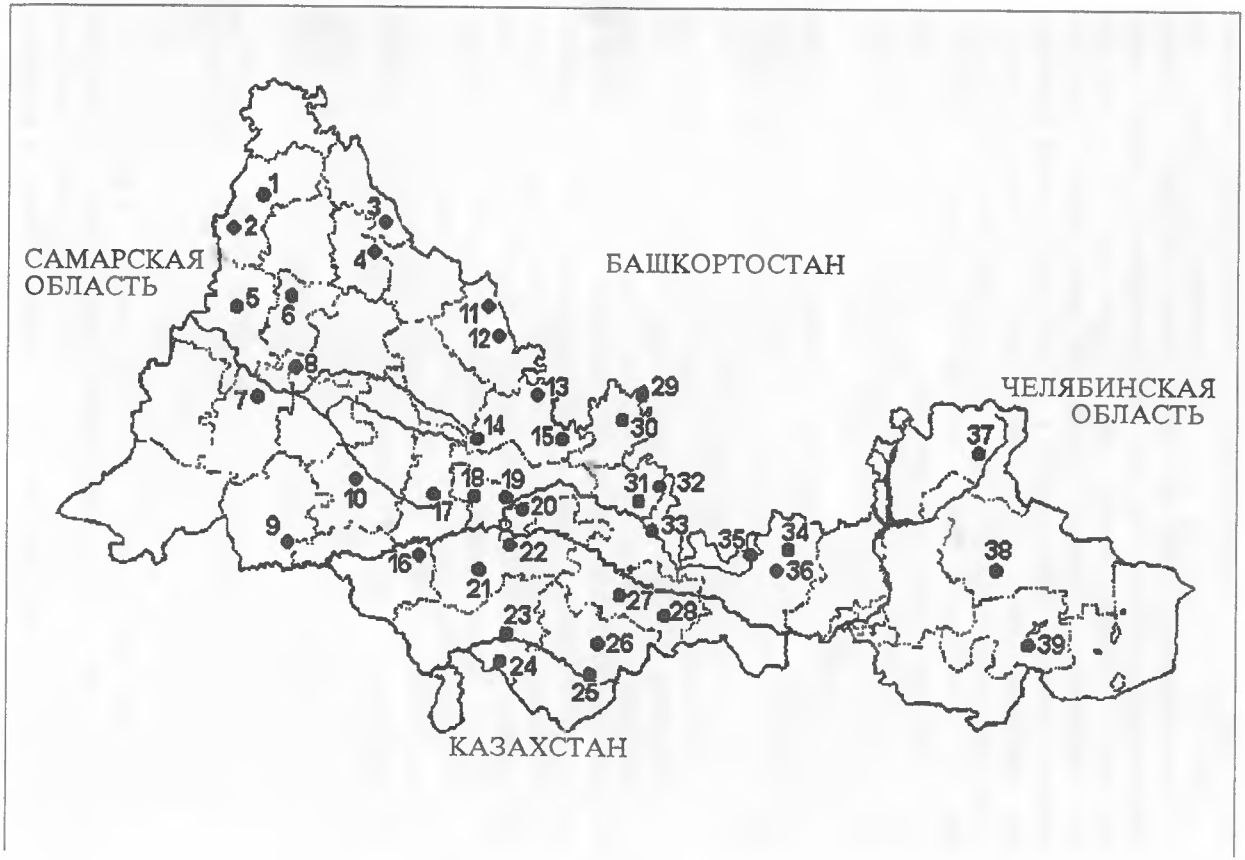

САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ
БАШКОРТОСТАН
ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ
КАЗАХСТАН
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39

Рис. 1. Расположение площадок, на которых производилось изучение микоценозов дереворазрушающих грибов:
1,2 — Бугурусланский р-н, окр. с. Лукинка, Б. Куроедово; 3 — Абдулинский р-н (с.Емантаево); 4 — Матвеевский р-н; 5 — Бузулукский бор — (Бузулукский р-н); 6 — Грачевский р-н; 7 — Тоцкий р-н (сыртовые дубравы); 8 — Пронькинское лесничество (Сорочинский р-н); 9 — посадки в Ташлинском р-не; 10 — сыртовые дубравы (Новосергиевский р-н); 11, 12 — пойма рр.Дема, Ялонга (Шарлыкский р-н); 13 — дубравы у с. В. Гумбет (Октябрьский р-н); 14 — "Каргалинские рудники" (Октябрьский р-н); 15 — гора Березовая (с. Буланово, Октябрьский р-н); 16 — пойма р. Урал у с.Краснохолм; 17 — Платовская лесная дача (Переволоцкий р-н); 18 — окрестности ОГПЗ (Оренбургский р-н); 19 — пойма р. Сакмара (Оренбургский р-н); 20 — старичные озера р. Сакмара (Оренбургский р-н); 21 — лесопосадки у с. Донгуз (Оренбургский р-н); 22 — пойменный лес р. Урал у г. Оренбурга; 23 — пойма р. Илек у п. Тамаруткуль (Соль-Илецкий р-н); 24 — Шубарагаш; 25 — черноольшаник у с. Сагарчин (Акбулакский р-н); 26 — березово-осиновые колки (Акбулакский р-н); 27 — карстовые воронки (Беляевский район); 28 — участок "Буртинская степь" государственного природного заповедника "Оренбургский"; 29 — с. Алмала (Тюльганский р-н); 30 — с. Ташла (Тюльганский р-н); 31 — окрестности с.Каировка (Саракташский р-н); 32 — пойма р. Большой Ик (Саракташский р-н); 33 — пойма р. Сакмара у п. Черный Отрог (Саракташский р-н); 34 — с. Карагай-Покровка (Кувандыкский р-н); 35 — ур. Шайтан-Тау (Кувандыкский р-н); 36 — пойма р. Кураганка (Гайский р-н); 37 — Болотовский бор (Кваркенский р-н); 38 — Шийлиагаш (Адамовский р-н); 39 — окрестности г. Ясного.

ся необходимым компонентом изучения микобиоты, однако не позволяет ответить на ряд актуальных вопросов: насколько устойчивы грибные сообщества региона и прочны связи между видами; как сообщества грибов реагируют на изменения условий внешней среды; какие адаптивные стратегии возникают у грибов и их сообществ на границе природно-климатических зон; возможно ли прогнозирование состояния грибных сообществ и т.д. Поэтому в данной книге мы уделяем мало внимания видовому составу микобиоты, делая основной акцент на структурных особенностях грибных сообществ, на принципах их возникновения, функционирования и эволюции.

К сожалению, уровень изученности микобиоты Южного Приуралья все еще достаточно низок, что не позволяет адекватно оценить многие особенности ее существования. Разумеется, дальнейшие исследования в указанном направлении могут внести существенные коррективы в предложенные нами выводы, однако, на наш взгляд, некоторые сделанные предположения могут быть приняты и при современном уровне изученности.

## Глава I

# ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЕГО РОЛЬ В ИЗУЧЕНИИ ЭКОСИСТЕМ

Базовым моментом изучения экосистем определенной территории является изучение разнообразия их компонентов, в первую очередь — видового состава различных групп организмов, представляющих разные трофические уровни. Видовое разнообразие сообщества есть функция видового богатства (species richness) и выравненности (evenness), с которой особи распределены по видам. Видовое богатство характеризуется общим числом имеющихся видов; выравненность основана на относительном обилии или другом показателе значимости вида и положении его в структуре доминирования (Одум, 1986).

Начиная с середины XX в., теоретическим и практическим вопросам разнообразия уделяется большое внимание. Существует большое количество исследований, посвященных теории разнообразия (Пианка, 1981; Пузаченко, 1992; Уиттекер, 1980; Harper, Hawksworth, 1994; Latowski, 2001; Loreau, Mouquet, 1999; MacArthur, 1957,1960; Mueller-Dombois, 1999; Peterson, Allen, Holling, 1998; Pielou, 1966,1969,1975, Whittaker, 1969, 1970, 1972; Schwartz et all, 2000; Vitousek, Hooper, 1993; Wuketits, 1997) (в том числе рассматривающие разнообразие с точки зрения теории информации (Margalef, 1956,1957,1958; MacArthur, 1955)), моделям и способам его измерения (Алимов, 1998; Дьяченко, 2001; Емельянов, 1994; Мэгарран, 1992; Engen, 1978; Frontier, 1985; Grassle et all, 1979; Gray, 1988; Humphries, Williams, Vane-Wright, 1995; Huston, 1997; May, 1975; Peet, 1974; Pielou, 1975; Southwood, 1978; Williams, 1996; Williams, Gaston, 1994; Williams, Humphries, Gaston, 1994), управлению разнообразием и его сохранению (Мюллер, 1976; Diemer et all, 1997; Doak, 1998; Lamont, 1995; McGrady-Steed, Harris, Morin, 1997; Naeem, 1995; Naeem et all, 1994, 1996; Naeem, Li, 1997; Paine, 1969; Pipkin, 1996; Risser, 1995; Smythe et all, 1996; Tilman, 1997; Tilman et all, 1997; Troumbis, Memtsas, 2000; Vane-Wright, 1996; Vane-Wright, Humphries, Williams, 1991). Несмотря

на это единая трактовка понятия “разнообразие” до сих пор не выработана. Это, в частности, отмечал Херлберт (Hurlbert, 1971), называвший концепцию разнообразия “неуловимой”.

Причина разногласий в подходах заключается в том, что разнообразие экосистемы — одна из ее основных измеряемых характеристик. Оно отражает сложность и структурированность системы, хотя его соотношение с этими и другими свойствами экосистем не вполне выяснено. Кроме того, развитие концепции видового разнообразия позволило констатировать, что число видов, входящих в сообщество, является хотя и основной, но далеко не единственной мерой его разнообразия (Песенко, 1982). В частности, Ю.Одум (1986), помимо видового разнообразия, рассматривает разнообразие структурное (возникающее вследствие зональности, стратифицированности, периодичности, пятнистости, наличия пищевых сетей и других способов ранжирования компонентов популяций местообитаний) и генетическое (проявляющееся в поддержании генотипической гетерозиготности, полиморфизма и другой генетической изменчивости).

Можно выделить несколько причин, определяющих значимость изучения видового разнообразия сообществ. Во-первых, каждый биологический вид характеризуется определенной экологической валентностью и заселяет биотопы, в которых диапазоны варьирования факторов среды включают экологическую амплитуду вида. Как следствие, виды обладают способностью индицировать экологические условия самим фактом своей встречаемости на определенной территории. Чем более полно выявлен видовой состав, тем более полную и точную картину факторного экологического пространства можно получить в результате анализа. Во-вторых, количество видов является показателем емкости среды, характеризует эволюционное и экологическое время рассматриваемого сообщества, устойчивость и предсказуемость климата, пространственную гетерогенность биотопа, а также локальные межвидовые процессы (конкуренция, хищничество, мутуализм), определяемые гетерогенностью ресурсов (Одум, 1986; Пианка, 1981; Loreau, Mouquet, 1999; MacArthur, Levins, 1967; Schoener, 1974).

Существует еще одна немаловажная причина значимости работ по выявлению видового разнообразия сообществ. Данные о видовом составе отдельных групп организмов экосистемы позволяют перейти к качественно иному, более высокому уровню анализа информации о состоянии данной экосистемы. Это отме-

чает Ю.Одум (1986): "данные, полученные при изучении какого-либо уровня, помогают изучению другого уровня, но с их помощью никогда нельзя полностью объяснить явления, происходящие на другом уровне".

Естественно предположить, что существует прямая зависимость между степенью изученности (выявленностью) видового состава и уровнем достоверности анализа отдельных компонентов или характеристик экосистемы и сравнения сообществ и экосистем между собой

Каковы же условия обеспечения репрезентативности данных о видовом составе сообществ? Число выявленных видов зависит от числа рассматриваемых индивидуумов, площади и особенностей исследуемой территории, времени и длительности наблюдения (Пузаченко, 1992; Левич, 1978). Неправильный подбор этих параметров (охват площади, время наблюдений) делает получаемую информацию практически бесполезной (в том смысле, что "поверхностное" наблюдение не обеспечивает исследователя сколько-нибудь приемлемым материалом для анализа), представляя собой лишь подтверждение находок в том или ином районе того или иного вида. Несовпадение вышеуказанных параметров на двух площадках, видовой состав сообществ которых сопоставляется, приводит к тому, что в большинстве случаев результаты сравнительного анализа не являются достоверными.

Для грибных организмов одним из важнейших параметров, определяющих достоверность и полноту данных о видовом составе, является время и длительность наблюдений. Нами проводились мониторинговые исследования биоты ксилотрофных грибов в пойменном лесу р.Урал у города Оренбурга. На 2 гектарах леса с мая по октябрь включительно каждую декаду проводился учет и картирование плодовых тел дереворазрушающих грибов.

В общей сложности за полевой сезон на опытной площадке было найдено 26 видов дереворазрушающих грибов (включая дрожалковые грибы, такие, как Exidia glandulosa, Tremella mesenterica). В зависимости от срока наблюдений количество видов на площадке варьировало от 7 в конце августа до 12 в начале августа (рис. 2).

Во всех сделанных описаниях присутствовали виды с многолетними плодовыми телами — Fomes fomentarius и Phellinus linteus. Остальные виды существенно отличались динамикой образования плодовых тел. Так, базидиомы Fistulina hepatica нача-

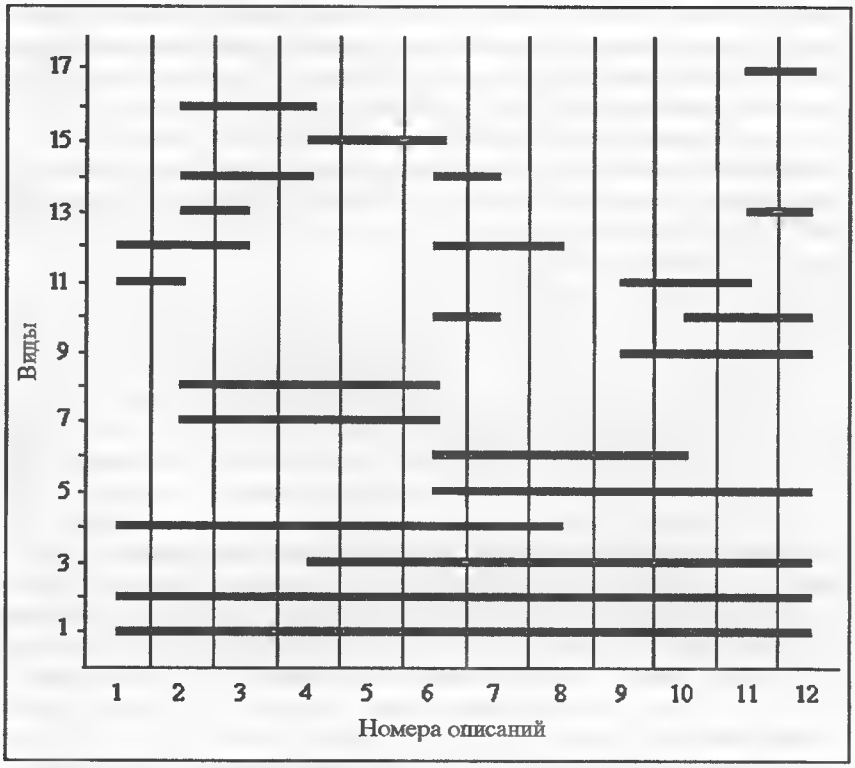



Рис. 2. Сроки образования плодовых тел дереворазрушающих грибов на опытной площадке. Виды: 1 — Fomes fomentarius, 2 — Phellinus linteus, 3— Irpex lacteus, 4 — Oxyporus corticola, 5 — Daedalea quercina, 6 — Fistulina hepatica, 7 — Steccherinum ochraceum, 8 — Bjerkandera adusta, 9 — Stereum hirsutum, 10 — Trametes ochracea, 11 — Trametes versicolor, 12 — Schizophyllum commune, 13 — Tremella mesenterica, 14 — Pleurotus pulmonarius, 15 — Trametes pubescens, 16 — Inocutis dryophila, 17 — Exidia glandulosa.

ли появляться в первой декаде августа и спорулировали до второй декады сентября. Плодовые тела Inocutis dryophila регистрировались на живых деревьях дуба с первой половины июня до второй половины июля. Плодоношение многих видов, для существования которых необходима повышенная влажность, в частности Pleurotus pulmonarius, было дискретным, так как зависело от климатических условий (выпадения осадков). Исходя из полученных данных мы делаем вывод, что изучаемое сообщество сложено видами с разными фенoритмотипами (Бейдеман, 1974), что и оказы-

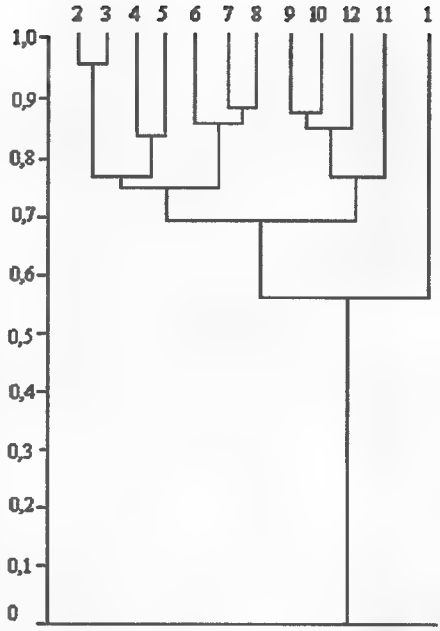



Рис. 3. Сходство описаний видового состава ксилотрофных грибов опытной площадки (*вверху* — номера описаний: 1—11).

вает столь значительное влияние на варьирование видового состава при обследованиях в разное время.

Сравнительный анализ списков видового состава грибов экспериментальной площадки показал, что в большинстве случаев наиболее схожими были последовательные описания, сделанные непосредственно друг за другом, т.е. в течение декады видовой состав менялся незначительно.

В целом же коэффициенты сходства описаний варьируют от 24 до 95 %. Поскольку своеобразие многих описании достаточно велико (т.е. их видовой состав мало похож на другие описания), возникает вопрос о ценности этих описаний для оценки сообщества. На основании кластерного анализа (рис. 3) все описания можно объединить в две группы: первая включает описания, сделанные в летние месяцы (июнь—август), причем видовой состав в начале и середине лета несколько отличается от такового в августе; вторая группа — описания, сделанные в сентябре—октябре. Отдельно отметим описание, сделанное в мае, характеризующееся минимальным сходством видового состава с прочими описаниями

Вышеприведенные факты доказывают, что результаты исследований видового состава микобиоты во многом будут зависеть от времени года, в которое проводится данное исследование, и, разумеется, итог дальнейших аналитических операций также может сильно варьировать.

Схожая ситуация наблюдается и при рассмотрении многолетних флуктуаций видового состава древоразрушающих грибов. Нами проводился многолетний мониторинг биоты ксилотроф-

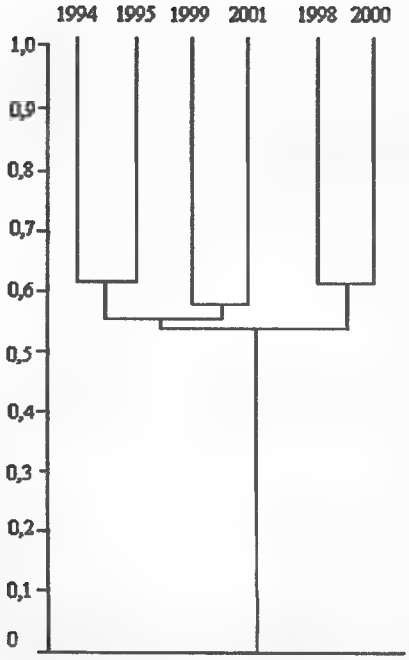



Рис. 4. Сходство видового состава сообществ ксилотрофных грибов лесов Тюльганского района в разные годы

ных грибов в лесах южных отрогов Уральских гор (г.Лушная, окрестности с.Ташла Тюльганского района Оренбургской области) в 1994, 1995, 1998—2002 гг. Исследования ежегодно проводились в одно и то же время — во второй половине июня.

Количество видов, обнаруженных в каждый из годов исследований было примерно одинаковым, однако сравнение видовых списков показывает интересную тенденцию изменения видового состава от года к году (рис.4). Если в 1994—1995 гг. видовой состав сообщества не испытывал значительных изменений, то данные за следующие годы демонстрируют определенные колебания видового состава с амплитудой в один год. Возможно, это связано с межгодовыми колебаниями условий увлажнения.

Присутствие некоторых видов в сообществе остается неизменным от года к году. К таким видам, в частности, относятся Bjerkandera adusta, Crepidotus mollis, Fomes fomentarius, Irpex lacteus, Stereum hirsutum, Stereum subtomentosum, Trametes hirsuta. Сохраняются в сообществе виды, которые преимущественно обитают на древесине определенных родов древесных растений; другими словами — виды, с более или менее выраженной субстратной специализацией. К ним относятся трутовик тополевый (Oxyporus populinus), обитающий на живых кленах; березовая губка (Piptoporus betulinus), заселяющая валежную древесину березы; виды, обитающие на живых деревьях и пнях дуба (Daedalea quercina, Inocutis dryophilla, Fomitoporia robusta).

Численность такого вида, как трутовик окаймленный (Fomitopsis pinicola), сначала возрастала, но начиная с 1998 года

заметно снижается. Похожая тенденция отмечена у щелелистника обыкновенного (Schizophyllum commune); его численность за последние годы значительно снизилась.

Обнаружение и численность ряда видов агарикоидных грибов, явно зависит от условий увлажнения в период ежегодных наблюдений, другими словами — от феноритмики этих видов (Panellus stipticus, Pleurotus cornucopiae, Polyporus squamosus, Volvariella bombycina).

Некоторые виды, наблюдавшиеся на изучаемых площадках в первые годы исследований, позднее не были обнаружены (Inocutis rheades, Cerrena unicolor, Tyromyces chioneus).

По-видимому, варьирование видового состава сообществ при многолетних исследованиях определяется отчасти феноритмикой микоценозов, зависящей от конкретных климатических условий данного года, а также изменением качественных и количественных характеристик субстрата.

Вышеприведенные отличия в видовом составе одних и тех же площадок мы склонны связывать со следующими причинами.

1. Межгодовые флуктуации климатических условий, что приводит к смещению фенофаз грибов от года к году.

2. Сукцессии. Постепенное изменение количественных и качественных характеристик древесных остатков на опытных площадках приводит к изменению участия ряда видов дереворазрушающих грибов. Кроме того, по мере деструкции валежной древесины происходит закономерное сукцессионное изменение видового состава комплекса грибов, разлагающих ее.

3. Нарушения ритма образования плодовых тел у ряда грибов. Многие грибы, в особенности агарикоидные, в условиях степной и лесостепной зон часто формируют плодовые тела один раз в год (Васильков, 1955), а при особенно неблагоприятных условиях могут вообще не образовывать плодовые тела в течение одного года. Примером такого "нарушения периодичности" плодоношения среди дереворазрушающих грибов может служить печеночница обыкновенная (Fistulina hepatica), обитающая на стволах ослабленных деревьев дуба, а также на пнях. Этот гриб образует плодовые тела в среднем раз в два года. Исходя из этого в некоторые годы наличие и численность данного вида, естественно, не могут быть учтены без бурения стволов дуба и определения присутствия гриба по наличию специфической гнили.

4. Виды грибов отличаются друг от друга по "учетному потенциалу", т.е. виды, базидиомы которых имеют крупные раз-

меры (Fomes fomentarius), яркую окраску (Laetiporus sulphureus) или необычную форму (Hericium coralloides), скорее попадут в поле зрения исследователя, чем виды с мелкими плодовыми телами (например виды рода Postia). Также преимущество при учетах имеют виды с многолетними плодовыми телами, которые остаются на субстрате и после прекращения споруляции и легко могут быть учтены в любое время года. Это, в частности, касается трутовика настоящего (Fomes fomentarius) и видов, относящихся к родам Phellinus, Fomitoporia. В то же время трутовик древолюбивый (Inocutis dryophila), обитающий на стволах ослабленных деревьев дуба, формирует плодовые тела, которые растут и образуют споры в течение 7—10 дней, после чего отмирают и подвергаются быстрому уничтожению насекомыми. После отмирания базидиом о присутствии этого вида в сообществе можно судить лишь по остаткам плодовых тел и буроватому мицелиальному ядру песчанисто-зернистой структуры, несколько выступающему над корой дерева. Еще заметнее ограничено во времени существование плодовых тел агарикоидных грибов.

Таким образом, как показывают наши данные, видовой состав сообществ является показательным компонентом состояния экосистем, но далеко не таким безупречным, как принято считать. Во многих случаях получаемые данные практически несравнимы или же результаты сравнения недостоверны из-за значительного варьирования видового состава, обусловленного сезонными или межгодовыми флуктуациями климатических условий, циклическими или стохастическими изменениями других экологических факторов и/или отдельных компонентов экосистем (в случае, если анализируется состояние только одной из трофических групп организмов).

Мысль о том, что исследования видового состава сообществ неизбежно сталкиваются с проблемой полноты и достоверности данных не нова; об этом, в частности, пишет Э.Мэгарран (1992) и К.Хамфриз с соавторами (Humphries, Williams, Vane-Wright, 1995). Есть и еще один аспект проблемы. Когда проводится сравнительный анализ данных о видовом составе разных сообществ (например при помощи коэффициентов сходства Съеренсена—Чекановского, Жаккара и т.п.), одним из важнейших условий достоверности результатов является равновеликость выборок. Чем больше различия в их размерах, тем больше вероятность ошибки в результатах.

Даже если допустить, что нам удалось достаточно полно выявить видовой состав сообщества, полученные материалы позволят проанализировать систематическую, географическую структуру, ряд других характеристик сообщества, однако они не являются достаточным основанием для полной характеристики сообщества и его роли в экосистеме.

В этом отношении видовые списки грибов или других групп организмов определенной территории можно сравнить с книгой рецептов, которые включают в себя только списки необходимых ингредиентов без указании по применению. Какова вероятность того, что разные повара приготовят по подобному рецепту одинаковые блюда? Являются ли сообщества, включающие одни и те же виды (или значительное количество общих видов) полностью идентичными? Одинаково ли успешно они реализуют свои экосистемные функции? Сходным ли образом будут реагировать на изменение условий среды?

Значительным шагом вперед в оптимизации данных о видовом разнообразии, для осуществления более глубокого анализа, является сбор и анализ количественных данных. Это гораздо более трудоемкий процесс, чем простой учет числа видов, но получаемые данные могут дать значительно больше информации о функциях и структуре сообщества и экосистемы в целом.

В настоящее время достаточно полно разработаны методики количественного учета видов растений и животных. Однако этого нельзя сказать о грибах. Присутствие растений в фитоценозе традиционно оценивается по наличию надземных органов. В случае, если речь идет о травянистых одно- или двулетниках, можно сказать, что их существование дискретно. Одно поколение не следует за другим непосредственно — их разделяет определенная временная лакуна. В это время вид как бы "существует" в экосистеме в виде семян либо подземных органов, однако не принимает непосредственного участия в функционировании фитоценоза, что позволяет не учитывать этот вид при оценке экосистемных процессов на этих "переходных" этапах.

Грибные организмы в экосистемах существуют практически всегда (имеется в виду, что они практически постоянно функционируют, т.е. перманентно выполняют свои экосистемные функции). Но достоверная оценка характеристик мицелия гриба, погруженного в субстрат, невозможна, и соответственно отсутствует возможность выявить видовой состав грибов и тем более оценить количество особей на изучаемом участке. Единствен-

ный способ оценки качественного и количественного состава микобиоты — по наличию плодовых тел. Эта оценка, разумеется, далека от объективности. В особенности это относится к количественным данным, так как на одном мицелии может образоваться неопределенно большое количество плодовых тел. Видимо поэтому многие специалисты стараются не использовать количественные данные при анализе микологических данных. Особенно это касается количественного учета грибов — гумусовых сапротрофов и симбионтов.

По отношению к трутовым и другим дереворазрушающим грибам используется методика, по которой в полосе учета производится определение количества древесных остатков, на которых развивается тот или иной вид (Мухин,1993), по принципу "одна единица субстрата — один образец". Как показывает практика, эта методика количественного учета достаточно действенна, хотя она также не лишена некоторых проблемных моментов. Достаточно представить, что ствол дерева, на котором сформировались несколько плодовых тел трутовика настоящего, в результате гниения потерял механическую прочность и упал, разломившись на несколько частей, каждая из которых несет базидиому гриба. Следует ли учитывать каждый из этих вновь образовавшихся субстратов как отдельный образец или считать их одним? С точки зрения генетического разнообразия сообщества это достаточно принципиальный вопрос, так как участки мицелия, оказавшиеся в разных частях упавшего ствола являются генетически однообразными и следовательно не могут рассматриваться как разные особи одного и того же вида.

Так возможна ли вообще адекватная оценка видового состава микоценозов, сравнение этого показателя с целью использования результатов в исключительно научных целях (формационный, географический, экологический анализ микобиоты и биоты территории в целом) и в прикладных исследованиях (например для биоиндикации состояния среды)?

Подойдем к решению этого вопроса еще и с другой стороны: способно ли видовое разнообразие с достаточной степенью достоверности индицировать особенности экосистем? Как показывают многочисленные исследования, применение данных о биоразнообразии в этом плане весьма проблематично.

Так, например, отсутствует единая точка зрения о связи между видовым разнообразием и продуктивностью сообществ. По мнению одних ученых, эта связь отрицательная (Bond, 1983;

Huston, 1979; Krishnamurthy, 1977; McNaughton, 1968; Willis, 1985); другие считают, что между количеством видов и продукцией существует прямая зависимость (Risser, Rice, 1971; Singh, Mirsa, 1969; Troumbis, Memtsas, 2000). Ряд исследователей предполагают, что обсуждаемая зависимость может быть выражена параболой, когда максимум видового разнообразия наблюдается при определенном среднем уровне продуктивности (Grime, 1979; Klinkhamer, de Long, 1985; Kutiel, Danin, 1987; Wisheu, Keddy, 1989). И, наконец, есть мнение, что связь между количеством видов и продуктивностью вообще отсутствует (Mutch et al., 1985; Whittaker, 1969; Whittaker, Niering, 1975). При таких разнообразных оценках не может быть и речи об использовании данных о видовом разнообразии в качестве показателя продуктивности, другими словами, для оценки особенностей функционирования сообществ.

Еще один пример — связь между видовым разнообразием и стабильностью сообществ. В экологии и в практике природоохранной деятельности принята позиция, согласно которой снижение биоразнообразия приводит к ухудшению функционирования и стабильности экосистем (Chapin et al., 1998; Naeem, 1995; Naeem, Li, 1997; Naeem et al., 1994, 1996). Несмотря на общепринятое мнение, что уменьшение видового богатства сообщества следует рассматривать как отрицательный результат, возникающий в результате деятельности экзогенных факторов, связь между биоразнообразием и стабильностью все еще остается объектом обсуждения (Schwartz et al., 2000). Ряд ученых, например Д.Гудмен (Goodman, 1975), полагают, что такая связь вообще отсутствует. На это указывает и Б.М.Миркин (1985): "...между стабильностью сообществ и их видовым богатством нет прямой зависимости, так же, как между устойчивостью и благоприятностью условий".

Возможно, подобное разнообразие мнений в значительной мере обусловлено недостаточной выявленностью видового состава при исследованиях. Таким образом, мы попадаем в замкнутый круг: с одной стороны отсутствуют выявленные связи между видовым разнообразием и особенностями сообществ и экосистем, с другой стороны — оценка этих связей недостоверна из-за отсутствия репрезентативных данных о видовом составе.

Каковы пути решения этой проблемы? Если ни качественный, ни количественный анализ видового состава грибов не удовлетворяет условиям оптимальной достоверности сравни-

тельного анализа — что же использовать в качестве маркера, другими словами — "меры" своеобразия сообществ грибов? Возможно, что подобным параметром для сравнительного анализа может быть структура грибных комплексов. Переход от уровня изучения видового разнообразия к анализу структуры сообществ является вполне закономерным. Этот подход представляет собой качественно иной уровень анализа данных, позволяет абстрагироваться от элементарных материалов о видовом составе и оценивать сообщество как отдельное, объективно существующее образование. Необходимо оговориться, что переход к анализу структуры сообществ не подразумевает ненужность изучения видового разнообразия. Этот этап исследований был и остается важнейшим, необходимейшим компонентом изучения сообществ, который должен постоянно интенсифицироваться для объективизации результатов анализа структуры.

"Преемственность" данных, т.е. обязательное использование при анализе структуры данных о видовом составе — непременное условие качественного анализа. Только такая преемственность позволит осуществлять анализ уровня устойчивости отдельных сообществ и экосистем и переходить в дальнейшем к научно обоснованному управлению биотой

# Глава II

# ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АНАЛИЗА СТРУКТУРЫ БИОСИСТЕМ

## *II.1. Структурная организация биосистем*

Современное представление о структуре живого населения биосферы базируется на концепции системности живого. Согласно этой концепции, население биосферы представляет собой целостную биологическую систему, адаптированную к абиотическим условиям биосферы и способную к авторегуляции. Система эта составлена совокупностью биогеоценозов, выступающих в составе биосферы в качестве субсистем, но представляющих каждый в отдельности самостоятельную систему, также способную к адаптивной регуляции и поддержанию целостности во времени и пространстве. В свою очередь биогеоценозы составлены видовыми популяциями, популяции — особями. Каждый из перечисленных уровней организации живой материи с экологической точки зрения играет как бы двоякую роль: с одной стороны, он является частью системы высшего порядка с совершенно определенными функциями в ее составе, с другой — представляет собой самостоятельную систему, подчиняющую своим функциям и интегрирующую на своем уровне деятельность составляющих ее субсистем. Организм, популяция, биотическое сообщество, биосфера представляют собой диссипативные структуры — открытые, саморегулируемые и самовоспроизводящиеся системы, далекие от равновесия (Гленсдорф, Пригожин, 1973; Голубец, 1982; Ляпунов, 1980; Печуркин, 1982; Шмальгаузен, 1968).

При такой структурной организации жизни устойчивое согласованное функционирование биосистем разного уровня возможно лишь при условии существования единых принципов поддержания целостности и устойчивости систем, общих для различных уровней живой материи (Шилов, 1977). В экологическом смысле таковыми оказываются принципиальные пути осуществ-

ления адаптации биологической системы к внешним по отношению к ней условиям.

Системный подход, широко применяемый в последнее время при рассмотрении биологических систем, состоящих из множества подсистем (или элементов), позволяет использовать понятие "информация — разнообразие" при изучении их свойств. Для биосистем характерны иерархичность организации элементов при интеграции их в единую функционирующую систему; структурная дискретность, без которой невозможно было бы различие биосистем; также функциональная непрерывность, то есть вариабельность количественных параметров в пределах одной и той же дискретности (Емельянов, 1994; Ляпунов, 1980; Месарович, Мако, Такахара, 1973). Системный подход, органически соединяющий структурный и функциональный анализ, выявление некоторых общих принципов жизнедеятельности на разных уровнях биологической организации, предполагает переход к использованию логико-математических методов, аксиоматических построений (Ильин, 1973).

Объектом нашего внимания является не системный анализ, как таковой, а лишь один из его компонентов — анализ структур систем и связанных с ними особенностей функционирования биосистем разных уровней. С нашей точки зрения, структурный анализ можно рассматривать как частный случай системного анализа, исходя из некоторых общих теоретических подходов. Это вытекает из самого понимания системности. Суть системности состоит в том, что динамика всех ее элементов скоординирована и направлена на поддержание существования системы, ее относительной замкнутости, целостности, сфокусирована на осуществление интегральных системных функций (Куркин, Матвеев,1981). Есть и другой подход, согласно которому системой является целостное образование, которое подчиняется единым законам развития; при этом связи внутри системы более устойчивы, чем со средой (Мелюхин, 1967; Гильманов, 1978).

Другой подход, ведущий свое начало от работ П.К.Анохина (1978), основывается на концепции функциональной системы. Центральным понятием в этой концепции является понятие полезного результата (Сержантов, 1972). Координация взаимодействия элементов системы осуществляется на основе принципа обратной связи (афферентации), перебирающей все степени свободы и реализующей те из них, которые способствуют достижению полезного результата. В контексте такого подхода система

выделяется качественно, на основе оценки связей типа координации и субординации (Куркин, Матвеев, 1981).

Из вышесказанного видно, что большинство определений системности учитывают наличие связей между элементами, т.е. определенной структуры системы. Соответственно, структурный анализ является частью системного анализа, причем в некоторых отношениях структурный анализ более глубок и охватывает не только свойства отдельных систем, но и некоторые внесистемные компоненты, в том числе и абиотические элементы экосистем.

Однако отметим, что нашей целью является не собственно структурный анализ систем, а именно анализ их структур. Структурный анализ подразумевает выделение структурных элементов системы и изучение связей между ними. Анализ структур — это выявление и анализ типов структур, существующих в биосистемах разных уровней и оценка степени их сформированности.

Данный подход к изучению систем включает в себя элементы как структурного, так и функционального анализа. Структура олицетворяет внутреннюю сторону организации системы, в то время как функция обеспечивает связь с внешней средой. Функция обусловлена структурой, но и сама структура определяется функцией; это затрудняет определение — что в данном случае является формой, а что — содержанием (Югай, 1985). При этом структура и функция являются продуктом эволюционного развития, и та и другая способны изменяться во времени и пространстве (Алимов, 1998; Ильин, 1973; Югай, 1985). По мнению А.А. Титляновой (1992), функционирование системы можно рассматривать как изменение количественных характеристик компонентов структуры и интенсивности взаимодействия компонентов во времени. Интересную трактовку взаимоотношений структуры и функции дает В.Н.Новосельцев (1978). Он определяет организацию живого как единство структуры и функции — устойчивости и подвижности.

Энциклопедическое толкование понятия “структура” связывает его как с неоднородностью объекта, наличием изменений по ряду аргументов (например в пространстве или времени), так и с существованием неизменного, инвариантного аспекта в системах (Левич, 1977).

Под структурой ранее понимали некое статичное пространственное расположение (конфигурацию) элементов отдельного организма (например клеточная структура у клеток). В этом слу-

чае структура отождествлялась со строением, и следует заметить, что такое понимание структуры сохраняет и поныне свое значение в некоторых биологических дисциплинах (морфология и др.). При таком подходе предполагается, что структуры не обладают никакими динамическими свойствами в отличие от подвижной функции. Последнюю долгое время воспринимали как назначение какого-либо органа (системы органов) или проявление их деятельности.

Иными словами, понятия структуры и функции выступали в биологии как своеобразные модификации философских категорий формы и содержания, в соответствии с чем функция (содержание) рассматривалась как ведущая по отношению к более консервативной структуре (форме) (Ильин, 1973). Однако структуры обнаруживают и активные свойства, поскольку именно они определяют специфические характеристики данного вида организмов и характер индивидуального развития отдельного организма.

Ряд исследователей понимают под структурой связи между элементами системы (Свидерский, Зобов, 1972; Любарский, 1976). Некоторые исследователи склонны под структурой рассматривать цепь обратных связей (Форрестер, 1974), состав системы, ее строение, разные комбинации этих характеристик системы. Содержатся указания на статичный и/или динамичный характер объекта, описываемого данным понятием в том или ином его понимании. В.Ф. Сержантов (1971, с.30; 1972, с.111) в качестве структуры рассматривает "определенную совокупность элементарных объектов и таких материальных взаимодействий между ними, благодаря которым данная совокупность образует единый материальный объект со своей качественной и пространственно-временной определенностью". При этом автор отмечает, что структура может быть выражена лишь в теоретической форме и представляет собой инвариант динамики внутренних отношений. Большой интерес, по мнению В.Ф. Сержантова (1971, 1972), представляет собой задача выведения генезиса системы из ее структуры.

Преимущество анализа структуры по сравнению с анализом видового состава определяется в первую очередь тем, что понятие структуры отображает во всех проявлениях организации лишь наиболее сложившееся, то, что как бы уже выкристаллизовалось и приобрело устойчивость, стало сохраняющимся, инвариантным во всей совокупности реакций и преобразований

данной системы (Овчинников, 1966). Понятие структуры может и должно отображать не только статические формы упорядоченности целого, но и упорядоченность процессов, т.е. оно относится не только к строению, но и к поведению, деятельности систем (Кремянский, 1969).

Говоря о сущности структуры как таковой, можно взять за основу определение, данное В.И. Кузнецовым (1960): структура есть устойчивая выделенность, дискретность частей системы как целого и фаз или стадий процессов ее изменения и развития, а также устойчивая системная упорядоченность, определенный строй всей совокупности связей, отношений и взаимодействий между этими частями, фазами или стадиями. В несколько более общем плане структуру можно определить как "...совокупность законов, присущих данной системе и определяющих форму и поведение ее как целого" (Кремянский, 1969, с.152).

Понятие структуры биологических систем (сообществ и экосистем) можно определить как упорядоченный известным образом комплекс объектов и процессов, результатом взаимодействия которых является появление биосистемных свойств (Мовчан, 1982). Оно включает в себя типы распределения ресурсов обилие видов сообщества в пространстве и во времени, степень доминирования; свойства, относящиеся к уровню сообщества в целом: трофические уровни, конкурентные взаимоотношения и т.п. (Алимов,1998; Джиллер, 1988; Новосельцев, 1991). Иначе говоря, структура сообщества определяется:

— всевозможными способами связей и взаимодействий между отдельными членами сообщества;

— свойствами, проявляющимися на уровне сообщества, обусловленными этими взаимодействиями.

Наша собственная точка зрения на содержательный аспект понятия структуры следующая. Во-первых, структура — это некоторая определенность места объекта в факторном пространстве; относительное постоянство этого места по отношению к векторам изменения пространственных характеристик и к положению других объектов сообщества. Во-вторых, это наличие реальных связей между объектами внутри сообщества (в первую очередь — функциональных). Можно предположить, что чем больше количество подобных связей, тем прочней сама структура. Однако в этом случае значительную роль играет не только суммарное количество межвидовых взаимодействий в сообществе, но и их характер — наличие успешных, доминирующих ви-

дов, вступающих в конкуренцию с большим числом других видов и, соответственно, связанных с ними большим количеством причинно-следственных связей (Сафонов, 2000б).

В основе перехода от анализа видовых списков и констатации факта наличия структуры в сообществах к собственно структурному анализу лежат следующие постулаты:

— эмерджентность биосистем;

— структурное своеобразие систем;

— относительная устойчивость структуры во времени;

— динамичность структуры систем.

*Первый постулат* — эмерджентность — это несводимость свойств сложной системы к свойствам отдельных ее элементов. С позиций общей теории систем и теории структурных уровней, дополняющей системный подход, переход от нижестоящих уровней интеграции к вышестоящим сопровождается появлением эмерджентных свойств, присущих каждому последующему высшему уровню (Месарович, Мако, Такахара, 1973; Одум, 1975). Если бы эмерджентность не являлась свойством биосистем, структурный анализ можно было бы свести к суммированию экологических характеристик видов, слагающих сообщество. Новые свойства сообщества, возникающие как следствие взаимодействия видов между собой, дают возможность воспринимать сообщество в качестве самостоятельного биологического объекта со своими собственными особенностями и тенденциями развития (Harper, 1980). При этом элементами системы какого-то определенного структурного уровня будут такие ее части, которые можно рассматривать как целостные системы предыдущего нижестоящего структурного уровня (Сержантов, 1972). Такой системно-структурный подход в последнее время широко применяется в экологических исследованиях (Одум, 1975, 1986; Сержантов, 1972).

Структура сообщества является важным элементом эмерджентности. Об этом, в частности, свидетельствуют данные, что малая эмерджентность определяется низким уровнем целостности системы (Розенберг,1984; Флейшман, 1982). Связь эмерджентности и структурного анализа подразумевает определенные смысловые взаимоотношения между структурным и системным анализом.

*Второй постулат* касается наличия своеобразия у структур разных сообществ и, как следствие, возможности сравнения сообществ. Только при условии, что структуры сообществ пред-

ставляют собой принципиально отличные образования, данные о них сопоставимы и доступны для осуществления дальнейших аналитических операций. Само выделение структур, как объектов изучения, есть абстрагирование от целостного характера систем. Если система представляет собой целостность, то выделение ее структуры требует активной роли познающего ее субъекта и связано с некоторым упрощением картины сложного взаимодействия в рамках этой системы и за ее пределами (Ильин, 1973).

*Третий постулат* — относительная устойчивость структур во времени. Если бы структура сообщества была нестабильной, не имела устойчивости по отношению к временному фактору и достоверно существовала только в отдельный краткий период времени, сравнение структур разных сообществ было бы невозможным или неинформативным.

*Четвертый постулат* определяет изменчивость структур как форму адекватного отражения влияний среды. Таким образом, структура выступает в качестве части адаптивного механизма сообществ, обеспечивающего приспособление системы в целом к изменению условий среды за счет изменения типов и интенсивности связей между элементами.

Любой метод биологических исследований должен быть направлен на решение определенной, конкретной естественнонаучной задачи, и мы должны уточнить, какую же задачу можно постараться решить с помощью структурного анализа. Структура является основой пластичности и устойчивости систем. Пластичность со своей стороны является характеристикой структуры. Устойчивость, с нашей точки зрения, обусловливается свойствами структуры — особенностями слагающих ее компонентов и тенденций развития самой структуры. Обладание данными о структуре сообществ позволяет оценивать их устойчивость по отношению к ряду факторов среды, а подобные материалы могут стать инструментом управления сообществами и экосистемами в целом.

## II.2. Гомеостаз и структура

Возникновение, становление и дальнейшее изменение структуры биосистем — процесс постепенный и перманентный, происходящий одновременно с адаптацией сообществ к условиям внешней среды, направленной на формирование устойчивой си-

стемы, характеризующейся относительным постоянством ее свойств. Обычно функцию поддержания постоянства среды организма или другой биосистемы более высокого уровня связывают с гомеостазом. Под гомеостазом понимают состояние динамического подвижного равновесия природной системы, поддерживаемое сложными приспособительными реакциями, регулярным возобновлением основных ее структур, вещественно-энергетического состава и внутренних свойств, а также постоянной функциональной саморегуляцией во всех ее звеньях (Реймерс, 1991). Такая трактовка гомеостаза обычно применяется по отношению к системам организменного и популяционного уровней. В.Н.Новосельцев (1978) дает следующее определение гомеостаза как явления: гомеостаз — один из аспектов сохранительных свойств биосистем, заключающийся в постоянстве существенных для системы переменных при наличии возмущений во внешней среде.

Гомеостаз — это прежде всего состояние постоянства внутренней среды системы, наиболее важных ее параметров (Винер, 1958; Волькенштейн, 1965, 1975; Коган, 1977; Саркисов, 1977; Шмальгаузен, 1968а,б; Эшби, 1959, 1962; Cannon, 1932). Такое состояние достигается регуляцией функций системы. Под регуляцией в широком смысле понимают действия, направленные на поддержание системы в определенном состоянии (Шмальгаузен, 1964), процесс изменения отношений элементов системы, обеспечивающий ее сохранность (Водопьянов, 1974). Явление гомеостаза вместе с постоянством структуры и включаемых механизмов управления есть гарант выполнения жизненных процессов во всем их непостоянстве и многообразии (Загускин, 1991б).

Гомеостаз существует на всех уровнях организации живого, а также в общественных явлениях и в больших искусственных системах. Чем выше уровень организации систем, тем в большей мере окупаются накладные расходы на содержание гомеостатических механизмов и (в среднем) тем более выражен гомеостаз (Горский, 1991; Новосельцев, 1991). Наиболее изучен гомеостаз особей и популяций (Уатт, 1971; Уильямсон, 1975; Amant, 1970; May, 1973). В свое время большое внимание изучению явлений гомеостаза на биоценотическом уровне посвятил И.И.Шмальгаузен (1968). Однако по отношению к экосистемам чаще употребляется термин “экологическое равновесие”, под которым понимается структурно-количественное и информационное соотношение видов в биоценозе, обеспечивающее максимальную заня-

тость экологических ниш и утилизацию энергии, приходящей от Солнца (Реймерс, 1991).

Однако абсолютно неверно было бы считать, что в результате действий гомеостатических механизмов происходит стагнация системы, которая, казалось бы, вытекает из направленности гомеостаза на формирование равновесного состояния системы. Необходимо подчеркнуть, что по отношению к биосистемам речь идет именно о динамическом равновесии или, по определению Э.С. Бауэра (1935), об "устойчивом неравновесии". Э.С. Бауэр выдвинул так называемый "принцип устойчивого неравновесия": "все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянную работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях".

Одновременное перманентное существование в биосистемах разнонаправленных процессов, упомянутое выше, определяет колебательный способ осуществления гомеостаза. Постоянство и изменчивость гомеостаза обусловлены энергетическим согласованием и сменой во времени диалектически противоположных стратегий. Первая реализуется в фазе отрицательного дисбаланса потоков энергопродукции и энергопотребления путем снижения чувствительности системы к возмущающему фактору. Вторая — преобладает в фазе положительного дисбаланса и обеспечивает активный способ сохранения или компенсации гомеостатируемых параметров (Загускин, 1991а). Колебания, осуществляемые гомеостатическими механизмами, играют большую роль в существовании и динамике биосистем. В частности, в популяциях диапазон гомеостатических преобразований связан прямой зависимостью с возможной скоростью микроэволюционных процессов, способностью популяции к освоению новой среды (Шварц, 1969).

У.Р. Эшби (1959) при построении своей теории биологического гомеостаза указывал, что организм для поддержания стабильности должен запасать поступающую из окружающей среды информацию в количестве по меньшей мере соответствующем числу нарушений, стремящихся вывести его за те границы, в которых возможно выживание. В роли регулятора поступающей в организм информации может выступать, вероятно, какая-то структура центральной нервной системы, контролирующая коррелятивные связи, лабильность которых имеет определенные пределы, позволяющие организму осуществлять свою жизнедеятельность в конкретных условиях среды.

Разумеется, накопление информации характерно и для биосистем более высокого уровня интеграции — популяции, биотического сообщества. И организм, и популяция, и сообщество осуществляют обмен энергией с окружающей средой. При этом биосистемы за получаемую из окружающей среды отрицательную энтропию расплачиваются энергией. Если в организме в качестве хранителя информации выступают коррелятивные связи между органами и системами органов, а в роли регулятора — определенная структура ЦНС, то у биологических систем надорганизменного уровня интеграции носителями информации могут быть их структурные характеристики (т.е. показатели качественно-количественных соотношений отдельных компонентов), а регулятором — комплекс внутрибиосистемных механизмов регуляции, действие которых заключается в перераспределении потока энергии между отдельными компонентами (Емельянов, 1994). С.А. Баранов (1967) считает, что отдельные организмы, входящие в экосистему, имеют так называемую структурную систему управления, основанную на взаимодействии наследственного кода и информации, поступающей извне.

В экосистемах живые организмы и среда их обитания образуют природные комплексы, связанные между собой обменом веществ и потоков энергии, причем вещественно-энергетические потоки регулируются при участии информационных взаимодействий, что позволяет говорить о трех типах связей (вещественных, энергетических и информационных) между компонентами любой системы (Второв, Второва, 1983).

М.А. Голубец (1987), а вслед за ним и А.В.Ивашов (1991), придерживаются точки зрения, что функцию памяти и регулятора экосистемы выполняет ее "генопласт" — информационная совокупность генотипов и генофондов всех особей и всех популяций, населяющих экосистему; в генопласте записана программа пространственной, временной и трофической организации системы, ее продуктивности, биогеохимических циклов и норм реакции живых компонентов на возмущающие действия среды.

Эту позицию вряд ли можно считать состоятельной — ни один генетический код не может содержать информацию о последствиях будущей жизнедеятельности его носителя, о возможных изменениях условий среды, т.е. в принципе не способен определять экосистемное развитие (Зубков, 1990). Наличие едино-

го координирующего центра в биогеоценозе излишне, поскольку борьба за существование является достаточно успешным регулятором большинства процессов.

В соответствии с этим, говоря о структуре управления биосистемой, мы принимаем точку зрения Ю.Одума (1986), согласно которой управляющие механизмы рассеяны внутри системы. Этот вывод вытекает из стохастического типа организации экосистем по принципу всеобщей интерференции компонентов за пищу, убежища и т.п.

Анализ вышеприведенных подходов к проблеме гомеостаза показывает, что большинство концепций связывает гомеостаз со структурой сообществ, как одним из субъектов или объектов гомеостатических преобразований. Мы полагаем, что роль структуры в регулировании функционирования биосистемы крайне велика, и структуру можно представить в качестве механизма, реализующего гомеостатическое равновесие в системе.

Мы предлагаем рассматривать возникновение структуры, как результат диалектического взаимодействия двух противоположно направленных процессов в экосистемах. С одной стороны в систему поступает "неупорядоченность" в форме информационно-энергетических потоков разной интенсивности (Burdon, Thrall, 1999; Branson, 1953); другая "сторона" процесса представлена гомеостатическими механизмами. Структура системы обеспечивает "прием" информационных потоков, их проведение и перераспределение (Милсум, 1968). За счет подобного контроля структуры становится возможной адаптация системы, адекватная изменению условий среды (Максимов, Лифшиц, Корсак, 1985). При условии "высокой структурности" (в данном случае имеется в виду высокий уровень сложности структуры) биосистема способна быстро и с минимальными потерями приспосабливаться к изменению информационно-энергетических потоков. Слабоструктурированные системы могут формировать иные, новые структуры или укрепить старую структуру, или же полностью элиминировать из-за резкого несоответствия условий среды особенностям системы.

Таким образом, признавая большую роль структуры в функционировании и сохранении свойств биосистем, можно предполагать высокую значимость результатов сравнения характеристик структурности экосистем и отдельных сообществ.

## II.3. Типы структуры

Учитывая множество факторов, влияющих на систему, оперировать информацией об общей структуре системы не представляется возможным. Исходя из этого приходится оперировать данными об отдельных типах структур систем: видовая, пространственная, трофическая и др. (Миркин, 1985; Миркин, Розенберг, Наумова, 1989; Одум, 1986, Титлянова, 1992; Уиттекер, 1980).

В первую очередь сообщество характеризует *видовая структура* — набор видов и количество особей каждого вида, слагающих сообщество. Видовая структура характеризует генезис биоты и отражает специфику условий среды. С видовой структурой тесно связан еще один тип структуры — *систематическая структура*, представляющая другой уровень субъективизации биологических данных. Теоретические основы систематической структуры были наиболее полно разработаны А.И. Толмачевым (1974). Он подразумевал под систематической структурой свойственное данной флоре распределение видов между систематическими категориями высшего ранга, уделяя особое внимание структуре ведущих по числу видов семейств. При этом нет необходимости сопоставлять положение всех семейств или родов, так как особенности систематической структуры флоры достаточно ясно проявляются при анализе 10—15 ведущих семейств (родов).

В настоящее время под систематической структурой обычно понимается численный состав и порядок расположения семейств или родов по количеству присущих им в данной флоре родов или видов растений (Шмидт, 1980). В соответствии с этим существуют три основных показателя систематической структуры, представляющие собой ранжированные ряды: 1) ранжирование семейств по числу видов, 2) семейств по числу родов, 3) родов по числу видов. Суммарно данные о систематической структуре флоры могут быть выражены через таксономическую пропорцию флоры (отношение “семейство : число родов : число видов”).

Еще один тип структуры — *структура географическая*. Ее изучение подразумевает анализ ареалов видов, слагающих биоту и представленности различных геоэлементов в биоте. Результаты подобного анализа позволяют предполагать стадии генезиса биоты территории.

В результате взаимодействия энергетических явлений в пищевых цепях и зависимости метаболизма от размеров особи, каждое сообщество приобретает определенную *трофическую структуру*, которая часто служит характеристикой типа экосистемы.

Эту структуру можно измерить и выразить через урожай на корню, либо через количество энергии, фиксируемой на единицу площади за единицу времени на последовательных трофических уровнях (Одум, 1986). Часто в понятие "трофическая структура" включают и количественные соотношения между трофическими уровнями, например данные о переходах энергии в единицу времени.

Многообразны аспекты *пространственной структуры* сообществ Под пространственной структурой понимают и ареалы распространения видов, и вертикальные распределения в водоемах, и ярусность наземных сообществ. Другими словами, понятие пространственной структуры включает в себя структуру вертикальную и горизонтальную (Миркин, 1985). Особое место при изучении пространственной структуры занимает исследование агрегированности особей (Одум, 1975). Среди количественных характеристик, описывающих пространственную структуру, можно назвать распределение числа особей в зависимости от поверхностных или объемных величин пространства, а также зависимость параметров сообщества от пространственных координат (Левич, 1977).

Любые явления, происходящие с сообществом, протекают во времени. Таким образом, возникает *временная структура*, обычно называемая динамикой сообщества При изучении динамики важно различать шкалы, или масштабы времени, в которых происходят изменения: время индивидуального развития особей сообщества или время репродукции поколений, время суточных изменений параметров сообщества или сезонные их изменения, время сукцессионного развития или геологические масштабы эволюционных изменений. В отношении растительных сообществ Б.М. Миркин (1985) выделяет несколько основных типов их динамики.

1. Флуктуации — невекторизованные и сравнительно краткосрочные изменения, когда сообщество без смены флористического состава отклоняется от некоторого модального состояния вследствие сезонных, погодных изменений, динамики животного компонента экосистемы, нюансов использования и т.д.

2. Сукцессии — постепенные изменения, протекающие векторизовано в результате внешних и внутренних причин; при этом не возникает принципиально новых по флористическому составу и структуре сообществ

3. Эволюция — аналогичные изменения, но с формированием новых типов сообществ за счет видообразования или заноса новых для данных условий видов и их комбинированием с местными видами в отсутствующие на данной территории сочетания (к эволюции относятся и изменения сообществ и при исчезновении видов).

4. Нарушения — скачкообразные изменения, вызванные внешними по отношению к сообществу факторами, которые уничтожают все сообщество или ее существенную часть.

Следующий традиционный аспект изучения биосистем — *возрастная структура* популяций, входящих в сообщество, тесно связанная с их продукционными свойствами

Для популяций, из которых складывается сообщество, характерны также *половая и "социальная" структуры*. В понятие "социальная" структура включают либо иерархию рангов доминирования особей одного вида (Lorenz, 1966), либо разделение своеобразных трудовых функций между особями популяции.

Под *размерной структурой* биосистем понимают перечисление средних размеров различных групп особей из сообщества, например видов или таксонов более высокого ранга, и закономерности, свойственные такой совокупности размеров. Другой подход к размерной структуре состоит в указании распределения числа индивидов по различным интервалам размеров.

Выделяют еще два типа структур, не традиционных в терминологическом смысле. Один из этих типов можно было бы назвать *лимитационной структурой*. Она определяется неоднородностью потребности в лимитирующем факторе особей и их совокупностей в сообществе (Левич, 1977). Сама лимитационная структура представляет собой разбиение сообщества на группы, различающиеся потребностью в лимитирующем факторе. Так, при лимитировании азотом лимитационная структура есть набор групп видов с потребностью в азоте, одинаковой для видов внутри каждой группы и различной между группами. А при лимитировании, например, температурой, группы образованы видами с близкими комфортными температурами.

Очень важным элементом для понимания экосистемных функций отдельных сообществ является анализ их *функцио-*

*нальной структуры*, т.е. выявление структуры форм организации ценоза на основе взаимоотношения отдельных видов (Мазинг, 1965). При этом элементами функциональной структуры являются ценоэлементы, ценоячейки, синузии, ценопопуляции и т.д. Функциональная структура практически выходит за рамки отдельного ценоза, так как его функция реализуется в контакте с другими компонентами экосистемы и не отделима от функции экосистемы в целом.

Особо отметим *информационную структуру* сообществ, т.к. ее роль в функционировании биосистем хотя и очень велика, но не достаточно изучена (Левич, 1977; Серавин, 1973) Большое значение изучению информационной структуры уделяет А.П.Левич (1977), который считает, что не следует требовать адекватности реальности от методов, не учитывающих информационной структуры. Ряд ученых (Бриллюэн, 1960, 1966; Жуков, 1970; Петрушенко, 1971; Тростников, 1970) считают, что информацию можно расценивать как количественную меру упорядоченности структур, т.е. как меру организации системы. Представление об информационной структуре сообществ связано с существованием многочисленных каналов связи (сигнальные, кодовые, "языковые" взаимодействия) на всех уровнях иерархии живого. Материальными носителями таких взаимодействий могут быть различные биогенные органические вещества (метаболиты, телергоны, феромоны, колины и фитонциды), электромагнитные поля в разных диапазонах частот, акустические колебания, тактильные взаимодействия.

Влияние биологически активных выделений характерно для разных типов экосистем. Для большинства наземных растительных сообществ обнаружено, что в формировании их видовой и пространственной структуры незаменимую роль играет аллелопатическое взаимодействие растений (Колесниченко, 1976). Роль носителей информации могут играть не только биологически активные химические вещества, но и электромагнитные поля широкого диапазона. Пространственно-структурное воздействие оказывают носители информационных взаимодействий и в животных сообществах.

Тесно связанными с информационной структурой сообщества оказываются возрастная, временная, пространственная структуры (Наумов, 1973; Шварц и др., 1976).

Наличие информационной структуры сообществ и в более общем значении — "языков" — у биосистем на всех уровнях органи-

зации живого позволяет говорить о существовании экологического кода, с помощью которого осуществляются организация структур и регулирование в надорганизменных системах. Устойчивость экосистем в эволюционных масштабах заставляет предполагать достаточность этого "языка" для описания существенных для экосистемы свойств. Знание экологического кода может способствовать созданию методов прогнозирования для сообществ и экспресс-анализа стрессовых состояний экосистем, оптимизации методики изучения экосистем, выработке тонкого инструмента для адекватного воздействия на системы, а также разработке нестандартных методов измерения традиционных экологических характеристик: плотности сообществ, соотношения возрастов и полов, численности и продуктивности (Левич, 1977).

Все вышеупомянутые типы структур взаимосвязаны в той или иной степени. Например, все они изменяются во времени; пространственная структура зависит от лимитационной и трофической структур. Однако до сих пор исследованы далеко не все связи между типами структур, в особенности по отношению к сообществам определенных групп организмов.

Для анализа сообществ разных групп организмов значимыми являются разные типы структур. Причем, если отличия флористических и фаунистических сообществ в этом отношении незначительны, то для сообществ грибов ключевыми являются другие типы структур. Для сообществ грибов-макромицетов информативными являются данные о видовой и систематической структуре, трофической структуре, пространственной, временной, функциональной и информационной структуре, при этом ценность этих типов структур не равнозначна (схема 1).


Схема 1. Типы структур сообществ грибов и их взаимодействия

Несомненной ценностью с точки зрения получения информации обладает видовая структура. На данных об этом типе структуры в той или иной степени базируются остальные типы структур. В особенности это касается систематической и географической структур биоты.

Второй по значимости является трофическая структура биоты, которая во многом определяет пространственную и функциональную структуры. Особенности динамики оказывают заметное влияние на функциональную структуру. Что же касается информационной структуры, ее носителями являются элементы всех рассматриваемых типов структур.

# Глава III
# АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ МИКОБИОТЫ

## *III.1. Иерархическая структура микобиоты*

Любая биосистема характеризуется наличием нескольких структурных уровней. Как отмечал В.И. Кремянский (1969), важнейшими признаками, представляющими собой критерий для выделения основных структурных уровней биосистем, являются следующие:

1. Наличие органических отношений целого и его основных элементов между системами одного (более "высокого") уровня и образованиями другого (менее "высокого") уровня.

2. Развитие существенно специфичных структур, как устойчивых выражений комплексов законов, присущих системам каждого из основных уровней.

Биосистемы можно изучать на любом из уровней, показанных на рис. 5, или на любом промежуточном уровне, удобном или полезном для исследования. Например, система "хозяин—паразит" представляет собой промежуточный уровень между популяцией и сообществом (Одум, 1986).

Понимая под иерархией функциональное соподчинение экосистем различного уровня, в отношении грибов, в частности базидиомицетов, мы принимаем следующую иерархическую структуру: микоценоячейка → микоценоз → микобиота. Понимание каждого из этих терминов во многом не устоявшееся, поэтому нужно отдельно остановиться на обсуждении различных трактовок этих понятий и объяснить наши собственные позиции, принятые в данной работе.

Необходимо оговориться, что объектами наших исследований являлись в первую очередь ксилотрофные базидиальные грибы, и лишь отчасти — симбиотрофы и гумусовые сапротрофы. Это накладывает определенный отпечаток на понимание нами вышеупомянутых терминов.

Вслед за В.А. Мухиным (1987, 1993) мы считаем элементарной формой ценотической организации ксилотрофных грибов


Рис. 5. Спектр уровней организации (по Одум, 1986).

микоценоячейку. Она представляет собой совокупность видов, находящихся на одном трофическом уровне и населяющих единичный субстрат и находящихся в непосредственных трофических отношениях (Арефьев, Мухин, 1997). Состав микоценоячейки контролируется характером экотопа и его зонально-региональным положением, особенностями древесных субстратов, а также эколого-биологическими чертами видов (Мухин, 1988).

Если использование понятия микоценоячейка не вызывает принципиальных споров, то этого нельзя сказать о следующем иерархическом уровне сообществ грибов — микоценозе. Понимание этого термина до сих пор во многом дискуссионно. В частности, следует отметить обсуждение этого вопроса в коллективной монографии В.Г. Стороженко и соавторов (1992). Многие авторы во избежание дополнительных трудностей вынуждены прибегать к использованию достаточно неконкретных терминов "сообщество грибов" или "группировка грибов".

Впервые эта проблема возникла, видимо, в то время, когда грибы были выделены в отдельное царство и грибные сообщества перестали воспринимать как составную часть фитоценоза. При этом, естественно, возник вопрос — как же обозначать сообщества грибов с точки зрения современной биологической на-

уки. Впервые термин "микоценоз" был применен К. Хефлером (Höfler, 1956). В нашей стране крупнейший вклад в создание теории ценотической организации грибов был сделан Н.А. Черемисиновым (1973) и в особенности К.А. Каламээсом (1975). Однако с самого начала выявились две основные точки зрения по данному поводу. Согласно Н.А. Черемисинову, микоценоз — совокупность грибных организмов, разных в биологическом отношении, находящихся во взаимосвязи и взаимозависимости между собой и другими компонентами. Микоценоз зависит от субстрата; характера его взаимодействия с фитоценозом и другими компонентами биогеоценоза; от состава и взаимоотношений составляющих его элементов (грибов).

К.А. Каламэс (1975) определял микоценоз как форму совместного существования ценопопуляций грибов, одинаковых по типу питания. Это давало возможность для выделения микоценозы грибов-паразитов, сапробионтов, симбионтов.

Таким образом, согласно определению Н.А.Черемисинова, микоценоз является единой системой, объединяющей все грибные организмы определенной территории вне зависимости от их трофической специализации. В понимании К.А. Каламээса, микоценоз территории дискретен и состоит из ряда микоценозов, объединяющихся по типу питания. Это отличие и является основным камнем преткновения в понимании и применении термина "микоценоз".

Мнение К.А. Каламээса оппонирует В.В.Астапенко (1989), полагающий, что нет оснований считать более значительными отношения между организмами, принадлежащими к одному царству, по сравнению с их отношениями со всеми другими. Кроме того, синэкологические группировки организмов не могут быть звеньями иерархической системы. Примерно в том же стиле высказывалась и Л.Н.Васильева (1965), утверждавшая, что выделение микоценозов вообще неправомерно, поскольку нельзя автотрофного симбионта отделять от гетеротрофного.

Несмотря на ряд серьезных теоретических аргументов, опровергающих позицию К.А. Каламээса, необходимо заметить, что, на наш взгляд, они недостаточно полны и убедительны, и мы склонны рассматривать микоценоз именно в его трактовке.

Так, ряд авторов (Мирчинк, 1984; Работнов, 1985) считают, что выделение грибов в отдельный ценоз вообще неоправданно, так как имеется несоответствие содержания самого термина "ценоз" вообще и микоценоза в частности. Поскольку в микоцено-

зе отсутствует связь между отдельными группами грибов, выделяемыми по типу питания, он вообще не может рассматриваться в качестве самостоятельной структуры.

Однако обратимся к понятию ценоза как такового. Под ценозом, в сочетании с обозначением систематической группы, понимается функциональное объединение особей и частей популяций этих групп в некое целое, т.е. любое сообщество организмов (Реймерс, 1991). При таком подходе к содержательной сущности ценоза практически отсутствуют причины, противоречащие использованию термина микоценоз.

Нельзя игнорировать утверждение Т.А. Работнова о невозможности включения в одно сообщество организмов одной систематической группы, не объединенных функционально, между которыми отсутствуют прямые конкурентные отношения. Однако это положение не опровергает, а скорее подтверждает правильность подхода К.А. Каламээса к микоценозу как совокупности грибных организмов с определенным типом питания. С этой точки зрения определения микоценоза Н.А. Черемисиновым является ошибочным, поскольку включает в себя грибы, не конкурирующие за трофический ресурс (в частности симбиотрофы, ксилотрофы и т.д.).

Т.А. Работнов (1985) предлагал считать грибы консортами консорций авторофных видов растений, из которых состоит фитоценоз. Однако мы вынуждены не согласиться с этим предложением. В первую очередь необходимо определиться со значением самого термина "консорция": воспринимать ли ее в авторской трактовке В.И. Беклемишева (1951) как "индивидуальную консорцию", или в более современной, когда консорция воспринимается как обобщенная картина связей популяции вида высшего растения с другими видами (Мазинг, 1966; Работнов, 1969). Рассмотрение сообществ грибов как консортов "индивидуальной консорции" Беклемишева вряд ли правомерно, поскольку априори в роли ядра консорции выступает живой авторофный организм, в то время как сообщества сапротрофных грибов-ксилотрофов трофически связаны не с живым организмом, а с детритом растительного происхождения. Современная трактовка консорции лучше соотносится с положением грибного сообщества в биогеоценозе, однако при этом самостоятельность, самобытность грибных сообществ все равно остается не учтенной.

Нежелание многих исследователей принимать существование микоценоза в какой бы то ни было трактовке во многом

обусловлено перенесением методологических подходов, разработанных фитоценологами, на грибные сообщества. Нам кажется вполне естественным, что свойства микоценоза как сообщества гетеротрофных организмов не могут полностью совпадать с особенностями сообществ автотрофов и, соответственно, для грибных сообществ необходимо разработать свои, специфические подходы.

Заметим, что и в фитоценологии, из "недр" которой зарождается новая отрасль микологии — микоценология, нет единства во взглядах на ценотическую организацию растительности. Само понятие фитоценоза может быть рассмотрено с трех позиций.

1. Фитоценоз как однородная заросль-куртина (фитоценоз по И.К. Пачоскому).

2. Фитоценоз как блок продуцентов экосистемы.

3. Фитоценоз как элемент геоботанического районирования.

Следовательно, при употреблении термина фитоценоз, правильнее было бы оговаривать его содержание в каждом конкретном случае. Кроме того, геоботаники до сих пор не пришли к единому мнению — является ли фитоценоз реальным объектом (см., например, Миркин, 1994). В подобных обстоятельствах обсуждение фитоценологами понятия о микоценозе и решение вопроса о его реальности вряд ли можно считать корректным.

По нашему мнению, наиболее приемлемой для перенесения на микоценоз является трактовка фитоценоза В.И. Василевичем (1983, с. 40): "...фитоценоз в общем случае — не система взаимодействующих растений, а контур, характеризующийся определенным сходством растительности в разных его частях". При такой трактовке фитоценоза его элементарной, материальной единицей является ценоячейка в понимании В.С. Ипатова, т.е. группа растений, между которыми есть индивидуальные непосредственные пищевые взаимоотношения. К сожалению, понятие ценоячейки непопулярно у фитоценологов, хотя, по мнению ряда авторов (Василевич, Ипатов, 1969; Зубков, 1996), в фитоценозе скорее всего взаимодействуют именно группы растений, а не отдельные особи.

С учетом позиций, которые были проанализированы выше, мы считаем, что подход К.А. Каламээса наиболее полно сочетается с принятыми взглядами на место и роль ксилотрофных грибов в экосистемах. Мы не оспариваем наличие ряда противоречий в микоценологической теории, отмеченных другими автора-

ми, но при этом считаем, что простая экстраполяция положений фитоценологической теории и терминологии на другую группу живых организмов вряд ли оправдана и правомерна.

Таким образом, наиболее верной нам представляется трактовка микоценоза по К.А. Каламээсу. Микоценоз в понимании ряда авторов как сообщество, включающее в себя все грибные организмы определенного биогеоценоза, правильнее было бы отнести к другому иерархическому уровню — микобиоте, которая в таком случае будет пониматься как совокупность микоценозов, отличающихся по типу питания входящих в них организмов. Одним из аргументов в пользу утверждения о самостоятельности отдельных типов микоценозов является наличие у микоценозов ксилотрофных грибов специфических структур — временной, пространственной и т.д. (Стороженко и др., 1992).

Заметим, что термин "микобиота" также достаточно дискуссионен. Термин был впервые предложен Т.А. Работновым (1985), для замены понятия "флора грибов", и все чаще и чаще применяется в литературе. В настоящее время принято считать, что микобиота — это совокупность грибов всех таксономических групп, распространенных на определенной территории. Как бы в продолжение обсуждения сущности микоценоза, мы хотели бы несколько скорректировать определение и предложить двойное толкование термина "микобиота" по аналогии с двумя трактовками термина флора. В этом случае с одной стороны микобиоту следует рассматривать как совокупность всех грибных организмов определенной территории, а с другой стороны — как совокупность различных по типу питания микоценозов определенной территории. При этом становится вполне приемлемым употребление словосочетаний "микобиота ксилотрофных грибов", "микобиота симбиотрофных грибов" и т.д. Признание существования и определенной самостоятельности этих структур и внедрение данных понятий в научно-исследовательскую практику позволит уменьшить неопределенность, которая существует в этом вопросе в настоящее время, как бы "оконтурить" функциональные части микобиоты и оперировать данными о них как о целостных системах, имеющих свои специфические особенности и поведение.

Естественно, для каждого уровня иерархической организации характерны свои особенности, связанные со строением, возникновением, развитием и взаимоотношениями с внешней средой. Следовательно, по отношению к каждому из уровней необ-

ходимо применять несколько отличные методы анализа. Каждый из упомянутых выше иерархических уровней отличается по спектру ключевых, "значимых" структур. На уровне микоценоячеек целесообразен анализ видовой, временной, трофической, функциональной и информационной структур; на микоценотическом уровне к этим структурам добавляется пространственная структура; на микобиотическом уровне также подключается анализ систематической и географической структуры.

## III.2. Видовая, систематическая и географическая структуры

При анализе видовой структуры мы исходили из принципа, что отдельные виды отбираются в качестве членов сообщества при некотором определенном "режиме" условий среды не только по причине их конкурентоспособности как таковых, но и в связи с тем, что они оказываются подходящими функциональными компонентами для сообщества в целом как целенаправленной "машины" (Bellmon, 1961). Направленность деятельности грибов заключается во взаимодействии с продуцентами органического вещества, основанного на принципе депонирования веществ биогенного комплекса и ускорения их оборачиваемости в биологических циклах. При этом наблюдается тенденция к отбору видов, наиболее эффективно использующих энергию первичной продукции (Одум, 1986).

В лесах Южного Приуралья нами было обнаружено 233 вида базидиомицетов, представляющих 24 порядка отдела Basidiomycota и относящихся к 108 родам и 48 семействам. Из общего числа видов 151, относящийся к 72 родам, 33 семействам и 17 порядкам, может быть причислен к ксилотрофным грибам, т.е. обитает на древесине. При этом 46 видов дереворазрушающих грибов — агарикоидные, прочие — афиллофороидные или клавариодные. Анализ распределения видов разных трофических групп по семействам показывает, что ксилотрофизм как таковой далеко не всегда является систематическим признаком. В частности, в таких семействах, как Polyporales, Strophariaceae, Tricholomataceae, встречаются как дереворазрушающие виды, так и обитающие на почве и ряде других субстратов.

Остальные 35,2 % видов микобиоты области являются гумусовыми сапротрофами или симбиотрофами. К этой же группе мы отнесли гастеромицетные грибы и так называемые дрожал-

ковые грибы. Столь небольшая доля нексилотрофных базидиальных грибов в области объясняется исключительно недостаточной изученностью этой части микобиоты. На самом деле эта группа грибов должна заметно превалировать по численности над дереворазрушающими грибами. В связи с этим мы ограничили наш дальнейший анализ только ксилотрофными базидиомицетами, ориентируясь в первую очередь на афиллофороидные грибы.

Большая часть видов микобиоты относится к порядкам Fomitopsidales, Coriolales, Hyphodermatales, Hymenochaetales, Polyporales. Ведущими семействами микобиоты являются Coriolaceae (17 видов), Polyporaceae (16 видов), Strophariaceae (12). К числу ведущих семейств принадлежат и Phellinaceae, Phaeolaceae, Schizophyllaceae, Fomitopsidaceae. На долю ведущих семейств, которые формируют ядро микобиоты, приходится 30,1 % видов. Одновидовые семейства включают 8,6 % видов микобиоты. Самыми крупными родами, в которые входят от 4 до 9 видов, являются Antrodia, Lentinus, Phellinus, Pholiota, Pleurotus, Pluteus, Polyporus, Postia, Steccherinum, Stereum, Trametes.

Средняя видовая насыщенность семейств микобиоты составляет 4,6. Родовая насыщенность семейств — 2,2, а средняя видовая насыщенность рода — 2,1. В сравнении с некоторыми соседними регионами микобиота ксилотрофных базидиомицетов области характеризуется максимальной видовой насыщенностью родов, в то время как по показателям средней родовой насыщенности семейств она несколько уступает микобиотам лесов Западной Сибири и восточного макросклона Урала· Челябинская, Курганская, Кустанайская области (табл. 2). Причиной этого является, в первую очередь, включение в наш видовой список не только трутовых (афиллофороидных) грибов, но и агарикоидных базидиомицетов, обитающих на древесине.

В микобиоту области входят разные геоэлементы. Основными из них являются: эврирегиональный, панголарктический, европейский, евроазиатский, евроамериканский, американо-сибирский, пантропический К эврирегиональному геоэлементу относятся виды, распространенные на многих континентах, такие, как Bjerkandera adusta, Fomes fomentarius, Irpex lacteus, Phellinus igniarius. Многие из них являются космополитами. К панголарктическому геоэлементу относятся виды, широко распространенные в северном полушарии, например Daedaleopsis confragosa, Fomitopsis pinicola, Oxyporus corticola, Trametes

Таблица 2

**Таксономические пропорции биот дереворазрушающих базидиомицетов**

| Области | Насыщенность | | |
|---|---|---|---|
| | В/Р | В/С | Р/С |
| Оренбургская | 2,1 | 4,6 | 2,2 |
| Курганская | 1,6 | 2,5 | 3,9 |
| Кустанайская | 1,5 | 3,5 | 2,3 |
| Челябинская | 1,4 | 2,1 | 2,9 |
| Уральская | 1,4 | 1,7 | 1,2 |

Примечание: по материалам Н.Т. Картавенко (1960) — Челябинская область; В.А. Мухина (1993) — Курганская область; С.Р. Шварцмана (1964) — Кустанайская, Уральская области

Таблица 3

**Участие геоэлементов в биотах дереворазрушающих базидиомицетов Оренбургской области и соседних регионов**

| Геоэлемент | Регион* | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Панголарктический | 53/33,5 | 61/45,2 | 6/60 | 24/60 |
| Эврирегиональный | 69/43,7 | 42/31,9 | 2/20 | 12/30 |
| Евроазиатский | 10/6,3 | 18/13,3 | — | 3/7,5 |
| Европейский | 10/6,3 | 5/3,7 | 2/20 | — |
| Пантропический | 2/1,3 | 5/3,7 | — | — |
| Евроамериканский | 12/7,6 | 2/1,5 | — | 1/2 |
| Американо-сибирский | 2/1,3 | 1/0,7 | — | — |

*1 — Западно-Сибирская равнина; 2 — Южное Приуралье; 3 — Уральская область, 4 — Кустанайская область.

*Числитель* — шт., *знаменатель* — % (рассчитано по материалам С.Р. Шварцмана (1964), В.А Мухина (1993).

ochracea, Trametes trogii. Эврирегиональные и панголарктические виды составляют основу биоты ксилотрофных базидиомицетов исследуемого региона — 76,8 %.

Виды, относящиеся к евроазиатскому геоэлементу, встречаются на территории всей Евразии или занимают определенную ее часть, встречаясь на обоих континентах. К этим видам, в частности, относятся Diplomitoporus flavescens, Lentinus cyathiformis, Postia rennyii, Polyporus ciliatus, Hyphodontia radula, Trametes gibbosa. Распространение видов, представляющих европейский гео-

элемент, ограничено Европейским континентом. К ним относятся Postia simanii, Phellinus rhamnii, Pholiota conissans, Trametes ljubarskyi, Trechispora clanculare. К пантропическим можно отнести теплолюбивые виды, которые преимущественно распространены в районах с тропическим и субтропическим климатом, однако иногда проникают и в умеренные широты. В Оренбургской области к пантропическим видам нами относены Fomitoporia punctata, Phellinus linteus, Phellinus pseudopunctatus, Phellinus rimosus, Polyporus arcularius. Представленность евроамериканского геоэлемента в микобиоте области незначительна (Hymenochaete tabacina и Pluteus chrysophaeus).

Сравнивая полученные нами данные с результатами анализа представленности геоэлементов в биоте ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины, проведенного В.А. Мухиным (1993), мы видим (табл. 3), что при наличии общей тенденции преобладания в обеих микобиотах широко распространенных видов в микобиоте Оренбургской области доля эврирегиональных видов несколько превышает долю панголарктических видов, что согласуется с представленностью геоэлементов в биоте ксилотрофных грибов Уральской и Кустанайской областей Казахстана (наши расчеты по данным С.Р. Шварцмана, 1964).

В сравнении с биотой ксилотрофных грибов Западно-Сибирской равнины в биоте Оренбургской области несколько выше доля евроазиатских видов; большее значение приобретает группа пантропических видов. При этом доли европейского и евроамериканского элемента в микобиоте Оренбургской области снижены в сравнении с микобиотой Западно-Сибирской равнины и составляют 3,7 и 1,5 % соответственно.

Таким образом, географическое положение территории Оренбургской области на границе Европы и Азии накладывает определенный отпечаток на представленность геоэлементов в биоте дереворазрушающих грибов. Это в первую очередь выражается в высокой доле евроазиатских видов. Большое влияние на видовой состав микобиоты также оказала история формирования лесных экосистем области. Широкое распространение на рассматриваемой территории аллохтонной растительности стало причиной преобладания в микобиоте эврирегиональных и панголарктических видов.

Сравнение общего видового богатства биоты ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области с микобиотами соседних регионов показывает, что выявленный нашими исследованиями


Рис. 6. Сходство видового состава микобиот ксилотрофных грибов Оренбургской области и соседних регионов.

1—3 — южная тайга, подтайга, лесостепь Западно-Сибирской равнины; 4 — леса Северного Казахстана; 5 — лесостепное Зауралье (Челябинская область); 6 — леса Южного Урала (Башкортостан); 7 — леса Поволжья (Саратовская область); 8 — Северо-Западный Казахстан (Уральская область). По материалам: Мухин,1993; Степанова, 1977; Степанова-Картавенко, 1967; Чигуряева, Рябова, 1988; Шварцман, 1962

видовой состав микобиоты достаточно репрезентативен и только по числу видов вполне закономерно уступает регионам с высокой лесистостью.

По видовому составу биота дереворазрушающих грибов Оренбургской области заметно отличается от с биот соседних регионов (рис. 6). Наибольшее сходство видового состава микобиоты ксилотрофных грибов Оренбургской области отмечено с видовым составом микобиоты лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины (0,59). Коэффициент сходства видового состава микобиот Оренбургской области и Западно-Сибирской равнины в целом — 0,63.

При этом в Оренбургской области отсутствует 71 вид грибов, из числа отмеченных в лесах Западно-Сибирской равнины. Это составляет около 50 % видов микобиоты области. И наоборот — некоторые дереворазрушающие грибы, обнаруженные в Оренбургской области, не отмечены в Западной Сибири: Abortiporus biennis, Antrodia macra, Daedalea quercina, Daedaleopsis septentrionalis, Daedaleopsis tricolor, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Hymenochaete rubiginosa, Hyphodontia radula, Inocutis dryophila, Lenzites warnieri, Phellinus pseudopunctatus, Phellinus rhamnii, Phellinus rimosus, Postia rennyi, Postia simanii, Scopuloides rimosus. Большинство этих видов связано в своем распространении с дубравами, которые на территории равнины отсутствуют.

Ряд видов, достаточно обычных для Южного Урала, не отмечены в Северном Казахстане: Antrodia macra, Antrodia serialis, Antrodia xantha, Auricularia mesenterica, Ceriporia purpurea, Ceriporia reticulata, Daedaleopsis septentrionalis, Datronia mollis, Exidia truncata, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Hyphopdontia paradoxa, Hyphopdontia radula, Inocutis dryophila, Oxyporus obducens, Oxyporus populinus, Piptoporus pseudobetulinus, Polyporus badius, Polyporus ciliatus, Polyporus tuberaster, Postia fragilis, Postia hiber-nica, Postia leucomallella, Postia sericeomillis, Postia stiptica, Skele-tocutis amorpha, Spongipellis spumeus, Steccherinum nitidum, Trame-tes ljubarskyii, Tyromyces chioneus.

Некоторые виды, отмеченные в Западной Сибири и Северном Казахстане, не найдены в Оренбургской области: Gloeophyllum abietinum, Hyphodontia arguta, Hyphodontia fibriata, Fomitopsis rosea, Phellinus conchatus, Phellinus laevigatus, Polyporus melanopus, Pycnoporus cinnabarinus, Trechispora mollusca, Trichaptum abietinum, Tyromyces fissilis.

Приведенные данные свидетельствуют о наличии варьирования видового состава биот дереворазрушающих грибов в широтном градиенте.

Высокое сходство видового состава свидетельствует об определенном родстве биот ксилотрофных базидиомицетов этих регионов и наличии некоторых общих тенденций трансформации микобиот.

Биота ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области вполне вписывается в широтный тренд, занимая по показателям видового разнообразия и таксономическим пропорциям промежуточное положение между микобиотами Урала и Западно-Сибирской равнины с одной стороны и Казахстана — с другой. Изменение этих параметров микобиоты в широтном градиенте вызвано в первую очередь элиминацией менее приспособленных видов по мере приближения условий среды к экстремальным для лесных экосистем.

## *III.3. Трофическая структура*

### Специализация видов по отношению к типу субстрата

Важнейшим типом структуры, выступающим в качестве базового для многих других структурных характеристик микоценозов, является трофическая структура. Изучение этой структуры —

наиболее необходимый компонент при исследовании деструктивной активности, а также других аспектов экологии ксилотрофных грибов (Бондарцев, 1953; Бондарцева, 2000; Бурова, 1988; Мухин, 1985, 1988, 1993; Степанова, Мухин, 1979; Строженко и др., 1992). Под трофической структурой мы понимаем определенное участие в сообществах ксилотрофных грибов видов с разными требованиями к субстрату — древесине.

К.А. Ячевский (1933) называл приуроченность грибов к питающему субстрату "главным законом распределения грибов, как паразитов, так и сапротрофов, на земном шаре". Высокая значимость фактора субстрата характерна не только для грибов, но и для других организмов, являющихся деструкторами и детритофагами. Они не контролируют запасы своих ресурсов и их связь с ресурсами можно определить как контролируемую донором:

$$\frac{dR}{dt} = F(R), \qquad (1)$$

где $R$ — ресурс; $F(R)$ —функция количества ресурса (Begon, Harper, Townsend, 1986).

Мы выделяем три основные характеристики субстрата, определяющие разные аспекты субстратной специализации.

1. Принадлежность субстрата к тому или иному роду древесных растений.
2. Состояние субстрата.
3. Размеры субстрата.

П.В. Гордиенко (1986) несколько иначе определяет характеристики, значимые для специализации грибов: систематическая принадлежность древесных пород, пространственное положение субстрата, стадия его разложения и объем.

В большинстве случаев под субстратной специализацией понимают приуроченность плодовых тел гриба к субстрату определенного рода древесных растений. Заметим, что для подавляющего большинства видов ксилотрофных грибов значимым является не видовая, а именно родовая принадлежность древесины. В этом плане достаточно редким исключением является древесина Populus tremulae. Видовой состав ксилотрофных грибов, обитающих на древесине осины, отличает этот вид от других видов рода Populus. В частности, это касается ложного осинового трутовика (Phellinus tremulae (Bond.) Bond. & Boris.), который обитает на ослабленных осинах, однако не встречен нами на других видах тополей.

Основой явления субстратной специализации грибов является комплекс причин: способ распространения, ферментовооруженность, отношение к веществам древесины и коры, исторически сложившаяся связь с деревом-хозяином (Частухин, 1945; Бондарцев, 1956; Бондарцева, Свищ, Балтаева, 1992). Хотя конкретные механизмы, обеспечивающие субстратную специализацию, до настоящего времени не выяснены, тем не менее данная избирательность определена филогенетически как результат коэволюции растений и грибов (Мухин,1986,1993; Burdon,Thrall, 1999; Fritz, Moutia, Newcomb, 1999; Knogge, 1996; Pimentel,1968; Scheffer, 1991). При этом степень устойчивости данной системы определяется длительностью ее существования (Краснощеков,Розенберг, 1992).

На наш взгляд, суть феномена субстратной специализации грибов можно определить как существование у видов ксилотрофных грибов определенной гарнитуры ферментов (Частухин, Николаевская, 1969), комплиментарной биохимическому составу древесины определенного рода или группы родов древесных растений, сформированной в результате сопряженной эволюции компонентов системы "дерево—гриб".

Одним из проявлений особенностей гарнитуры ферментов ксилотрофных грибов является их способность обусловливать разные типы гниения древесины. Выделяют три группы грибов исходя из типа вызываемой ими гнили (Ванин, 1931; Синадский, 1977; Hudson, 1986): грибы бурой, или деструктивной гнили, при которой разрушаются только целлюлоза и гемицеллюлоза; грибы белой, коррозионной гнили — разрушается целлюлоза, гемицеллюлоза и лигнин; грибы мягкой гнили, которые разрушают целлюлозу (при этом древесина становится серой и мягкой): дискомицеты, несовершенные грибы и пиреномицеты.

Некоторые авторы выделяют четвертый — промежуточный тип гнили — буро-белый, представляющий собой комбинацию двух основных типов, характерный для некоторых видов рода Tyromyces (Bech-Andersen, Elborne, 1992).

В нашей работе мы рассматриваем грибы двух основных физиологических типов: лигнинразрушающие и целлюлозоразрушающие.

В биоте ксилотрофных грибов Оренбургской области преобладают грибы белой гнили (84,6 %); лишь 22 вида являются грибами бурой гнили. Схожие пропорции приводятся В.А. Мухиным (1993) для микобиоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-

Сибирской равнины, где доля лигнинразрушающих грибов составляет 73 %. К этим видам относятся Antrodia macra, Antrodia serialis, Antrodia sinuosa, Antrodia xantha, Daedalea quercina, Fistulina hepatica, Fomitopsis pinicola, Gloeophyllum sepiarium, Laetiporus sulphureus, Phaeolus Schweinitzii, Piptoporus betulinus, Postia hibernica, Postia leucomallella, Postia rennyi, Postia sericeomollis, Postia stiptica, Postia subcaesia, Postia tephroleuca. Большая часть этих видов связана с микобиотами лесов хвойных формаций (виды родов Antrodia, Postia; Phaeolus Schweinitzii). Daedalea quercina и Fistulina hepatica — специфичные виды биоты ксилотрофных грибов дубрав, а Piptoporus betulinus — микобиоты березняков. Соответственно, особенно велико участие целлюлозоразрушающих грибов в микобиоте сосняков Оренбургской области (табл. 4). Это согласуется с общепринятым мнением, что эволюция грибов бурой гнили тесно связана с эволюцией хвойных лесов и данная группа либо изначально возникла в районах распространения хвойных, либо быстро их освоила (Gilbertson, 1980; Gilbertson, Ryvarden, 1987).

Биогеоценотическая роль грибов вызывающих бурую или белую гниль, заключается в том, что преимущественное разложение лигнина или целлюлозы определяет поступление тех или иных веществ в экосистемы. Однако тип гнили, вызываемый тем или иным грибом, лишь косвенно характеризует ферментовооруженность некторого вида, которую можно рассматривать, как адаптивную черту, определяющую их расселение и функционирование в экосистемах. Кроме того, тип гнили не определяет другие особенности трофической пластичности дереворазрушающих грибов, которые будут рассмотрены ниже.

Специализация видов ксилотрофных грибов к обитанию на древесине определенных родов растений как одна из характеристик их трофической ниши складывается из двух составляющих.

1. Наличие и выраженность у видов специализации к обитанию на древесине определенного рода древесных растений.

2. Широта и другие особенности общего спектра древесных растений, продуцирующих субстрат для ксилотрофных грибов.

По отношению к первой составляющей (специализации) можно выделить три категории видов.

1. Виды, у которых хорошо выражен субстратный преферендум — древесина определенного рода растений.

2. Виды, для которых можно выделить группы родов, являющихся субстратным преферендумом.

Таблица 4

**Соотношение между видами грибов Южного Приуралья, вызывающими разные типы гнилей**

| Формация | Типы гнили* | |
|---|---|---|
| | Л | Ц |
| Сосняки | 27/69,2 | 12/30,8 |
| Дубравы | 32/88,9 | 4/11,1 |
| Березняки | 40/95,2 | 2/4,8 |
| Осинники | 40/93,0 | 3/7,0 |
| Кленовники | 35/92,1 | 3/7,9 |
| Вязовники | 27/100 | 0/0 |
| Липняки | 22/95,6 | 1/4,3 |
| Ольшаники | 27/96,4 | 1/3,6 |
| Тополевники | 29/93,5 | 2/6,5 |
| Ивняки | 18/90,0 | 2/10,0 |
| Всего: | 121/84,6 | 22/15,4 |

*Грибы: Л — лигнинразрушающие; Ц — целлюлозоразрушающие; *числитель* — абсолютное; *знаменатель* — относительное количество видов.

3. Виды, у которых отсутствует выраженный субстратный преферендум.

К первой группе можно отнести такие высокоспециализированные виды, например Daedalea quercina, Daedaleopsis septentrionalis, Fistulina hepatica, Inocutis dryophila, Phellinus termulae, Piptoporus betulinus и др. Эти виды на большей части ареала или в пределах всего ареала заселяют (предпочтительно или исключительно) древесину определенного рода древесных растений. Специализация вида на деструкции древесины определенного рода древесного растения совсем не обязательно является признаком стенотрофизма. Разумеется, стенотрофизм — это крайняя степень специализации, но в той или иной степени специализация существует и у видов, которые условно называют эвритрофами.

Понятия эври- или стенотрофности характеризуют не столько специализацию видов, сколько широту потенциальной трофической ниши вида. Так, например, у таких видов, как Antrodia serialis и Antrodia sinuosa, характеризующихся достаточно широким спектром потенциальных субстратов, имеется хорошо выраженная специализация к обитанию на древесине ели и сосны соответственно (Ryvar-den,Gilbertson,1994).

Вторая группа видов не столь ярко выражена, как группа высокоспециализированных видов. Это связано с тем, что зачастую состав группы родов, предпочтительно заселяемых этими видами, заметно варьирует по регионам (подробнее этот аспект будет рассмотрен нами позже). К подобным видам, в частности, относятся Antrodia xantha, Gloeoporus dichrous, Polyporus arcularius, Trichaptum pergamenum. Antrodia xantha в Европе обитает на древесине хвойных, особенно на детрите сосны, лиственницы, реже пихты и ели, значительно реже встречается на древесине лиственных, особенно рода Salix (Ryvarden, Gilbertson, 1994). Таким образом, у этого вида выработался "двойной стандарт" по отношению к лиственным и хвойным древесным растениям: из хвойных более предпочтительна древесина сосны, а из лиственных — ивы. Gloeoporus dichrous отмечен в Евразии на 22 родах древесных растений (в том числе и на хвойных); наиболее типичным субстратом является древесина березы (Визначник грибів України, 1972; Шварцман, 1962; Nordic Macromycetes,1997; Ryvarden, Gilbertson, 1994). У Polyporus arcularius группа предпочитаемых родов древесных растений достаточно велика (14,3 % от общего числа родов древесных растений, на которых отмечен этот вид в Евразии) и включает древесину березы, осины, ольхи, клена. Trichaptum pergamenum отмечен в Евразии на древесине 33 родов древесных растений: Abies, Alnus, Betula, Carpinus, Castanea, Cercis, Cornus, Corylus, Fagus, Ginkgo, Gleditschia, Ilex, Juglans, Juniperus, Larix, Liquidambar, Liriodendron, Maclura, Nyssa, Padus, Persea, Pinus, Platanus, Populus, Prunus, Quercus, Rhus, Salix, Sassafras, Sorbus, Tilia, Tsuga, Ulmus. Однако предпочтительным субстратом для этого вида является древесина березы.

К этой же группе специализации можно отнести и Fomes fomentarius. Это вид — космополит, очень широко распространенный на разных континентах, на древесине 22 родов растений. Для этого вида характерны региональные вариации состава группы предпочитаемых субстратов. В Европе (вплоть до Украины) трутовик настоящий наиболее часто встречается на древесине березы и бука (Визначник грибів України, 1972; Сухомлин, Суковата, 1994; Grose-Brauckmann, 1977; Ryvarden,Gilbertson, 1994); в России и Средней Азии в число предпочитаемых субстратов помимо березы входит древесина родов Populus и Salix, а также ряда других родов (Барсукова, 1997; Жуков, 1972, 1980; Миловидова и др., 1980; Каратыгин,1965; Синадский, 1962; Поспелов и др.,1957; Шварцман, 1962, 1964; Балтаева, 1993; Переве-

денцев, Степанова, 1980; Чигуряева, Рябова, 1988; Кузнецов, 1960).

К третьей категории, категории видов, специализация которых к обитанию на определенном субстрате не выражена, относится большая часть видов ксилотрофных грибов. При этом следует заметить, что правильнее было бы говорить о невыявленности специализации этих видов. Скорее всего, в настоящее время просто не хватает достоверных данных для анализа их специализации или же она сильно варьирует в зависимости от региона исследований.

Второй аспект, характеризующий трофическую нишу видов ксилотрофных базидиомицетов, также позволяет выделить несколько категорий грибов по широте и особенностям спектра заселяемых субстратов. В качестве основы для этого мы используем классификацию, разработанную В.А. Мухиным (1993) и в настоящее время достаточно широко применяемую разными авторами (Барсукова, 1997; Кордияко,1997; Сафонов, 1999, 2000). Согласно этой классификации, по отношению к субстрату более или менее явно выделяются две группы видов ксилотрофных базидиомицетов: стенотрофы, которые в пределах всего ареала или на большей его части способны заселять древесину определенного (малого) числа родов древесных растений, и эвритрофы, трофический спектр которых относительно расширен. Эти группы представляют основные, противоположные позиции по отношению к специализации, между которыми находится множество переходных групп.

В качестве основы для распределения видов по группам специализации мы использовали подход, предложенный К.Е. Мурашкинским (1939). Согласно его идее, для каждого вида дереворазрушающих грибов можно выделить ряд групп субстратов: основной род древесных растений; роды, не являющиеся повсеместно обычными; роды, поражаемые случайно. Анализируя данные о находках видов, мы распределяли субстраты, на которых был отмечен каждый из видов, по трем категориям: субстратные преферендумы; обычно заселяемые субстраты; субстраты заселяемые случайно. В результате анализа представленности каждой из групп в спектре субстратов каждого вида гриба, а также числа субстратов в каждой из групп нами была составлена классификация специализации ксилотрофных грибов.

В Южном Приуралье к числу стенотрофных трутовых грибов относится лишь незначительное число видов (9,9 %): на дре-

весине березы — Inonotus obliquus, Piptoporus betulinus, Steccherinum murashkinskyi; на древесине осины — Inocutus rheades, Phellinus tremulae, Piptoporus pseudobetulinus; на древесине дуба — Daedalea quercina, Exidia truncata, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila, Piptoporus quercinus; на древесине ольхи — Phellinus alni, Pholiota alnicola; на крушине — Phellinus rhamnii; на жимолости — Phellinus linteus; на древесине сосны — Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Gloeoporus taxicola, Porodaedalea pini.

По большому счету, явление облигатного стенотрофизма, как такового, вряд ли можно считать характерной чертой ксилотрофных базидиомицетов. Любой вид способен заселять в культуре или в природных условиях древесину некоторого спектра родов древесных растений. Даже такой вид, как Diplomitoporus flavescens, который, казалось бы, можно считать одним из наиболее типичных, ярко выраженных стенотрофов, субстратным преферендумом которого является древесина сосны (Ryvarden, Gilbertson, 1994; Nordic Macromycetes, 1997), отмечался также на древесине других родов хвойных древесных растений, таких, как ель, кедр, пихта, лиственница, можжевельник (Балтаева, 1993; Миловидова и др., 1980; Мухин,1993; Степанова-Картавенко, 1967; Визначник грибів України, 1972).

Заметим, что одной из наиболее широко распространенных причин "стенотрофизма" ряда видов ксилотрофных грибов является то, что их субстратная принадлежность считается видовым признаком, т.е. их стенотрофизм вытекает из диагноза вида как такового. В частности, это касается таких видов, как Phelinus alni, Phellinus tremulae, Piptoporus pseudobetulinus, Piptoporus quercinus, Piptoporus betulinus.

Только 13 % видов биоты ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области способны разрушать древесину значительного числа родов древесных растений, т.е. являются эвритрофами. К этим видам, в частности, относятся Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Fomes fomentarius, Fomitoporia punctata, Fomitopsis pinicola, Ganoderma lipsiense, Irpex lacteus, Steccherinum ochraceum, Trametes gibbosa, T. hirsuta, T. ochracea, T. versicolor.

Это как бы два крайних "полюса" отношений дереворазрушающих грибов к субстрату. При этом можно выделить более дискретные группы видов, занимающих промежуточное положение между двумя этими полюсами. Это эвритрофы второго порядка (виды, обитающие на древесине или только хвойных

или только лиственных растений) и эвритрофы первого порядка (способные заселять древесину как хвойных, так и лиственных растений).

Мерой для определения особенностей спектра субстратов ксилотрофных грибов является его "широта", т.е. количество родов растений, древесина которых разрушается тем или иным видом, а также принадлежность этих родов к голосеменным или покрытосеменным растениям. Наиболее широкий спектр субстратов описывается для Trametes hirsuta, Trametes versicolor, Fomitoporia punctata (древесина 59—60 родов древесных растений). Значительная часть видов способна поселяться на древесине 10—40 родов растений. Лишь 5 видов из числа отмеченных на территории Оренбургской области (Antrodia macra, Phellinus alni, Piptoporus betulinus, Piptoporus pseudobetulinus и Piptoporus quercinus) встречаются на 1—3 родах древесных растений. т.е. могут считаться стенотрофами.

Гораздо проблематичнее выделение подгрупп внутри группы эвритрофов. Сложность состоит в проведении четкого разграничения между видами с крайне широким трофическим спектром, обитающими на древесине как хвойных, так и лиственных растений и видами, предпочтительно обитающими на древесине только хвойных или только лиственных растений и встречающихся на других субстратах лишь изредка. Такой вид, как Fomitopsis pinicola, достаточно успешно заселяющий как лиственные, так и хвойные субстраты, может быть достаточно уверенно отнесен к эвритрофам первого порядка. Daedaleopsis tricolor, обитающий на древесине ивы, ольхи, березы, орешника, бука, ясеня, ореха, яблони, сливы, рябины, черемухи, осины и боярышника, но не встречающийся на хвойных, может быть отнесен к эвритрофам второго порядка. Однако к какой группе следует отнести такой вид, как, например, Abortiporus biennis? Этот гриб обитает на валежной древесине 20 родов древесных растений, т.е. безусловно может считаться эвритрофом. В большинстве случаев вид обитает на лиственных, но встречается и на хвойных растениях, таких, как пихта и сосна (Ryvarden,Gilbertson, 1994). Исходя из этих данных очень трудно сделать вполне определенный вывод о принадлежности данного вида к эвритрофам первого или второго порядка.

В Южном Приуралье на древесине лиственных деревьев отмечено 86 % видов, на древесине хвойных — 29,4 % видов грибов. При этом исключительно на древесине лиственных деревь-

ев обитает более 70 % видов, а 14 % встречено только на древесине хвойных. Таким образом, доля эвритрофов второго порядка составляет 84,6 %, а доля видов — эвритрофов первого порядка — 15,4 %.

Представленность трофических групп ксилотрофных базидиомицетов по семействам представлено в табл. 5. В каждом из многовидовых семейств микобиоты обязательно присутствуют эвритрофные виды первого порядка. В некоторых семействах (Coriolaceae, Inonotaceae, Phellinaceae, Steccherinaceae, Polyporaceae) доминирует эта группа, а в других (Bjerkanderaceae, Fomitopsidaceae, Phaeolaceae, Rigidoporaceae, Schizophyllaceae) преобладают эвритрофы второго порядка. Собственно стенотрофные виды во всех рассматриваемых семействах занимают подчиненное положение.

Соотнесение двух вышеупомянутых характеристик трофической специализации грибов позволяет выделить некоторые категории, одновременно отражающие и уровень приуроченности данного вида к древесине отдельных родов или группе родов растений, и потенциальный спектр родовой принадлежности деструктурируемой древесины (табл. 6).

Таким образом, к группе эустенотрофов мы относим виды, связанные на большей части своего ареала с древесиной строго определенного рода древесных растений — дуба (Daedalea quercina, Fomitoporia robusta, Hymenochaete rubiginosa, Inocutis dryophila, Piptoporus quercinus), березы (Daedaleopsis septentrionalis, Piptoporus betulinus), ольхи (Phellinus alni), жимолости (Phellinus linteus), осины (Piptoporus pseudobetulinus). Как видно из приведенных данных, специфичные виды характерны для комплексов разрушителей древесины основных лесообразующих родов древесных растений (Степанова, Мухин, 1979).

Значительно более многочисленная группа — стенотрофы, спектр потенциальных субстратов которых относительно узок и которые при этом проявляют достаточно высокую степень специализации по отношению к древесине одного или нескольких родов древесных растений. При этом более явно субстратный преферендум выражен у таких видов, как Climacodon septenterionalis, Daedaleopsis tricolor, Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Fistulina hepatica, Inocutis rheades, Inonotus obliquus, Inonotus radiatus, Lentinus cyathiformis, Phellinus rimosus, Phellinus tremulae, Pleurotus calyptratus, Postia leucomallella, Postia rennyi, Skeletocutis amorpha, Steccherinum murashkinskyi,

Таблица 5

**Распределение видов многовидовых семейств по группам трофности***

| Семейства | Стенотрофы | Эвритрофы | |
|---|---|---|---|
| | | Первого порядка | Второго порядка |
| Bjerkanderaceae | 0 | 1/25 | 4/75 |
| Coriolaceae | 0 | 13/76,5 | 4/23,5 |
| Fomitopsidaceae | 3/33,3 | 1/11,1 | 5/55,6 |
| Inonotaceae | 1/25 | 3/75 | 0 |
| Peniophoraceae | 0 | 2/50 | 2/50 |
| Phaeolaceae | 0 | 3/30 | 7/70 |
| Phellinaceae | 4/36,4 | 7/63,6 | 0 |
| Polyporaceae | 1/12,5 | 4/50 | 3/37,5 |
| Rigidoporaceae | 0 | 2/33,3 | 4/66,7 |
| Schizophyllaceae | 0 | 2/28,6 | 5/71,4 |
| Steccherinaceae | 1/12,5 | 4/50 | 3/37,5 |

**Числитель* — шт., *знаменатель* — %.

Таблица 6

**Классификация типов субстратной специализации ксилотрофных базидиомицетов**

| Трофический спектр | Специализация | | |
|---|---|---|---|
| | Наличие хорошо выраженного рода — субстратного преферендума | Наличие группы родов, являющихся субстратным преферендумом | Субстратный преферендум отсутствует |
| Изредка встречаются на древесине других родов | Эустенотрофы | Стенотрофы | — |
| Малочисленные находки на древесине других родов | Стенотрофы | Стенотрофы | — |
| Спектр широкий, есть специализация или к голосеменным, или к покрытосеменным | Специализированные эвритрофы 2-го порядка | Слабоспециализированные эвритрофы 2-го порядка | Эвритрофы 2-го порядка |
| Спектр крайне широкий | Специализированные эвритрофы 1-го порядка | Слабоспециализированные эвритрофы 2-го порядка | Эвритрофы 1-го порядка |

Trichaptum fusco-violaceum. У других видов, в частности Antrodia macra, Laetiporus sulphureus, Phellinus rhamni, Postia subcaesia, Stereum subtomen-tosum, источником субстрата является не один, а группа родов древесных растений.

Выделение других групп видов по отношению к субстрату заметно сложнее, и во многом зависит от полноты информации о находках этих видов ксилотрофных грибов в разных регионах. Опираясь на собранные нами данные, мы относим к специализированным эвритрофам второго порядка, т.е. видам, имеющим хорошо выраженный субстратный преферендум, но, в то же время, характеризующимся широким субстратным спектром (с учетом принадлежности субстрата к голосеменным или покрытосеменным растениям) следующие виды: Antrodia serialis, Antrodia sinuosa, Daedaleopsis confragosa, Datronia stereoides, Lenzites betulinus, Oxyporus populinus, Polyporus tuberaster, Porodaedalea pini, Postia fragilis, Spongipellis spumeus, Trametes ochracea, Trichaptum pargamenum, Tyromyces chioneus.

Слабоспециализированные эвритрофы второго порядка — виды со сходными характеристиками субстратного спектра (т.е. заселяющие древесину или только хвойных, или только лиственных растений), но преимущественно встречающиеся на древесине некоторой группы родов древесных растений: Ceriporia purpurea, Gloeoporus dichrous, Gloeoporus taxicola, Fomes fomentarius, Pleurotus cornucopiae, Polyporus arcularius, Steccherinum nitidum, Stereum hirsutum, Trametes suaveolens, Trametes trogii.

Разумеется, есть и виды, занимающие промежуточное положение между двумя этими группами по особенностям специализации. К ним мы относим Phellinus igniarius, Hapalopilus rutilans. В отношении этих видов следует заметить, что данные об их субстратной специализации, приводимые в разных источниках, весьма противоречивы и заметно варьируют по регионам. В Европе предпочитаемым субстратом для Phellinus igniarius является древесина березы, несколько реже вид отмечался на ольхе и иве (Ryvarden, Gilbertson, 1994). Однако иногда, наряду с березой, в качестве предпочитаемых субстратов рассматриваются граб, ива, клен (Бондарцева, Пармасто, 1986); на Урале и в Западной Сибири — осина, ива, рябина (Барсукова, 1997; Жуков, 1972, 1980; Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1993). Таким образом, состав группы предпочитаемых субстратов испытывает определенные региональные колебания.

Hapalopilus rutilans — панбореальный вид, достаточно широко распространенный в умеренной зоне северного полушария, а также известный из гор тропической Африки. В центральной и южной Европе наиболее обычным субстратом для этого вида является древесина дуба (Bernicchia, 1990; Ryvarden, Gilbertson, 1994), в то время как в северной Европе он чаще встречается на орешнике и рябине (Nordic Macromycetes, 1997). На территории России, а также в Средней Азии субстратным преферендумом для этого вида является преимущественно древесина березы (Шварцман, 1964; Поспелов и др., 1957; Жуков, 1972, 1980; Барсукова, 1997; Синадский, 1973; Кузнецов, 1960). В Оренбургской области, согласно нашим учетам, наиболее предпочитаемым субстратом является древесина березы; несколько реже гриб заселяет древесину дуба и клена.

Подобное влияние региональных условий не дает нам возможность обоснованно классифицировать субстратную специализацию данных видов.

Также затруднительно с определенностью отнести к одной из указанных групп такой вид, как Phaeolus schweinitzii, поскольку этот гриб обитает преимущественно на древесине хвойных, но четко выраженный субстратный преферендум у этого вида отсутствует, он встречается на древесине сосны лишь немногим чаще, чем на других субстратах.

К эвритрофам второго порядка мы относим виды, обитающие на древесине голосеменных или покрытосеменных растений и, по нашим данным, лишенные специализации по отношению к определенному роду древесных растений. Это весьма многочисленная группа видов, к которой относятся Abortiporus biennis, Bjerkandera adusta, Ceriporia reticulata, Cerrena unicolor, Datronia mollis, Flammulina velutipes, Fomitoporia punctata, Ganoderma lipsiense, Hericium coralloides, Hymenochaete tabacina, Hyphopdontia radula, Irpex lacteus, Lenzites warnieri, Oxyporus obducens, Phellinus pseudopunctatus, Pleurotus pulmonarius, Polyporus badius, Polyporus brumalis, Polyporus ciliatus, Polyporus squamosus, Polyporus varius, Postia hibernica, Postia simanii, Schizophyllum commune, Schizopora flavipora, Steccherinum ochraceum, Trametes hirsuta, Trametes ljubarskyi, Trametes pubescens, Trametes versicolor.

Группа слабоспециализированных эвритрофов второго порядка немногочисленна. К ней мы относим виды, встречающиеся на древесине большого числа родов как хвойных, так и лиственных растений, однако имеющие четко обозначенную группу

преобладающих субстратов (Antrodia xantha, Gloeophyllum sepiarium).

Только один вид — Fomitopsis pinicola — мы можем уверенно отнести с эвритрофам первого порядка, т.е. этот вид демонстрирует наименьшую избирательность по отношению к субстрату. Этот гриб несколько чаще поселяется на валеже и живых деревьях Larix, Pinus, Abies, Picea, но при этом часто встречается и на лиственных: Acer, Alnus, Betula, Carpinus, Corylus, Fagus, Fraxinus, Juglans, Malus, Padus, Platanus, Populus, Prunus, Pyrus, Quercus, Salix, Sorbus, Tilia, Ulmus, Viburnum. В регионах, где площади хвойных лесов незначительны (как, например, в Оренбургской области), основным субстратом для этого вида является древесина березы; также гриб отмечен на валеже ольхи, вяза, клена, липы, осины, черемухи.

Заметим, что виды, относящиеся к категории специализированных эвритрофов первого порядка, нам выявить не удалось. Причина, очевидно, заключается в том, что узкая специализация и крайняя широта спектра — два противоположных аспекта субстратной специализации, которые, естественно, не могут быть реализованы одновременно.

Сопоставляя систематическое положение видов и их субстратную специализацию, мы видим, что в биоте ксилотрофных грибов Южного Приуралья есть как высокоспециализированные роды ксилотрофных грибов, такие, как Daedalea, Piptoporus, Inonotus, так и роды, характеризующиеся широкой дисперсией специализации видов — от стенотрофов до эвритрофов. Таким образом, тип субстратной специализации не является достоверным систематическим признаком для таксонов, рангом выше видового.

Сравнительный анализ данных о субстратной специализации видов дереворазрушающих грибов в Южном Приуралье и в других регионах показывает, что варьирование этой характеристики по регионам хорошо заметно. Из этого можно сделать вывод, что реализованные трофические ниши видов зачастую зависят не только от набора ферментов. В региональных микобиотах мы видим лишь незначительную часть трофического спектра эвритрофных видов, что является отражением локальных условий среды (Сафонов, 2000).

Региональное изменение субстратного спектра видов дереворазрушающих грибов вполне закономерно и определяется в первую очередь варьированием характеристик древостоев лесов

разных регионов. При этом наблюдается изменение видового состава древостоев и относительного участия отдельных видов деревьев в древостоях.

Однако некоторые особенности региональных микобиот обусловлены не только спецификой древостоев. Очень часто ксилотрофные грибы демонстрируют заметное снижение субстратного спектра, не связанное напрямую с отсутствием в древостоях типичных деревьев-хозяев. Так, например, Abortiporus biennis в Евразии обитает на валеже 21 рода древесных растений (преимущественно лиственных). Деревья двенадцати из этих родов произрастают в Южном Приуралье (Acer, Alnus, Betula, Carpinus, Fraxinus, Malus, Pinus, Populus, Quercus, Salix, Tilia, Ulmus). Однако нами этот вид был обнаружен в Оренбургской области только на древесине осины, березы и яблони.

Bjerkandera adusta обнаружен в Евразии на 35 родах древесных растений, из которых только 6 родов (Acer, Betula, Populus, Quercus, Tilia, Ulmus) выступают в регионе в качестве источника субстрата для этого вида. Trametes hirsuta отмечен на 60 родах как хвойных, так и лиственных древесных растений. В Оренбургской области этот вид был отмечен нами на древесине Acer, Alnus, Betula, Quercus, Padus, Populus, Salix, Tilia, Ulmus. Таким образом, реализованный трофический спектр этого вида в лесах региона составляет 15 % от потенциального.

Trichaptum pargamenum наиболее часто встречается в европейских странах и в России на валеже березы (Мухин, 1993; Степанова-Картавенко, 1967; Визначник грибів України, 1972; Nordic Macromycetes, 1997; Ryvarden, Gilbertson, 1994). Кроме того, субстратом для этого вида является ряд других родов лиственных (Alnus, Caprinus, Castanea, Cercis, Cornus, Corylus, Fagus, Ginkgo, Gleditschia, Ilex, Juglans, Liriodendron, Liquidambar, Maclura, Nyssa, Padus, Persea, Platanus, Populus, Prunus, Quercus, Rhus, Salix, Sassafras, Tilia, Ulmus, Viburnum), реже хвойных растений (Abies, Juniperus, Larix, Pinus, Tsuga). В Северной Америке и Африке вид отмечен и на других растениях. В Оренбургской области трофический спектр этого вида также значительно снижен — он обнаружен только на валеже березы и осины.

Таким образом, у этих видов наблюдается существенное снижение спектра заселяемых древесных растений, обусловленное не особенностями ферментативного комплекса этих видов, а скорее всего особенностями условий местообитаний.

Одновременно с существенным сужением спектра заселяе-

мых субстратов у ряда видов наблюдается некоторое изменение спектра за счет заселения этими грибами древесины родов, на которых они ранее (в других регионах) не встречались. На существование этого явления ранее уже указывали некоторые авторы (Барсукова, 1997; Стороженко и др., 1992). Для Antrodia serialis наиболее типичным субстратом считается древесина Picea (Nordic Macromycetes, 1997). Также этот вид встречается на ряде других хвойных, реже лиственных древесных растений (Ryvarden, Gilbertson, 1994). В Оренбургской области гриб чаще встречается на валеже сосны, но есть находки на древесине ивы и дуба.

Cerrena unicolor преимущественно встречается на валеже березы (Мухин, 1993; Визначник грибів України, 1972; Nordic Macromycetes, 1997). В Испании вид был обнаружен на древесине дуба (Telleria, 1982). В засушливых местностях вид распространен в поймах на ивах (Балтаева, 1988, 1993; Бондарцева, Уранчимэг, 1993; Шварцман, 1962, 1964). В Оренбургской области этот гриб чаще встречается на березах, вязах и ряде других родов древесных растений, кроме того, однажды вид был отмечен нами в Бузулукском бору на валеже сосны. Этот факт особенно интересен, так как нам не удалось найти данные о находках этого вида на древесине хвойных в других регионах.

Hapalopilus rutilans в Центральной Европе и в Северной Америке наиболее часто встречается на древесине дуба (Lindsey, 1986; Ortega, Lorite, 2000; Ryvarden, Gilbertson, 1994); в Северной Европе — особенно часто на рябине и орешнике (Nordic Macromycetes, 1997). В Сибири гриб несколько чаще заселяет древесину березы и осины (Мухин, 1993; Жуков, 1980). В Оренбургской области он отмечен на древесине березы, дуба, клена.

Основным родом древесных растений для Inonotus radiatus в Европе является ольха. При этом в Центральной Европе этот вид также отмечен на пихте (Ryvarden, Gilbertson, 1994), на Украине — на древесине бука (Визначник грибів України, 1972), в Прикамье — на сосне (Переведенцев, Степанова, 1980), в Китае (Dai Yu-Cheng et al., 1997; Zhang, 1997) и Узбекистане (Балтаева, 1993) — на дубе.

В Европейских странах наиболее характерным субстратом для серно-желтого трутовика (Laetiporus sulphureus) считается дуб (Rune, Thomsen, 2000). В других регионах мира вид встречается на древесине других родов растений. В западной части Северной Америки и в Восточной Азии предпочитает древесину

хвойных (Ryvarden, Gilbertson, 1994), встречаясь на хвойных и в Европе (Martin et al., 2000; Rald, 1993). В Средней Азии гриб встречается преимущественно на тополях, реже на грецком орехе (Балтаева, 1993; Поспелов и др., 1957). В Скандинавских странах к числу предпочитаемых им субстратов принадлежит ива; на Украине, помимо дуба, вид довольно часто поселяется на ели, ивах, белой акации. В некоторых регионах спектр субстратов очень широк — например, в Закарпатье он отмечен на древесине 50 видов древесных растений, включая виды-интродуценты (Ловас, 1999). В Южном Приуралье серно-желтый трутовик встречается на пнях и сухостое ивы и дуба.

Основным субстратом для Polyporus varius в Центральной Европе является древесина бука (Ryvarden, Gilbertson, 1994), в Фенноскандии гриб чаще встречается на тополях и ивах. Имеются немногочисленные находки вида на хвойных — ели (Финляндия) и пихте (Урал, Сибирь) (Жуков, 1980; Мухин, 1993; Степанова-Картавенко, 1967). В Оренбургской области основным субстратом является береза.

В Европе основной субстрат для Postia fragilis — ель (Ryvarden, Gilbertson, 1994). В Сибири, на Урале (Барсукова, 1997; Мухин, 1993; Степанова-Картавенко, 1967), а также в Испании (Ortega, Lorite, 2000) и Мексике (Ryvarden, Guzman, 1993) вид найден на валеже сосны.

Щелелистник обыкновенный (Schizophyllum commune) заселяет древесину большого количества родов растений. В Европе он отдает предпочтение древесине бука (Knudsen, Pedersen, 1983; Nordic Macromycetes, 1997; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Von Blaschke, Helfer, 1999); в Сибири несколько чаще встречается на березе и осине; в Киргизии отмечен на шелковице, персике, урюке (Поспелов и др., 1957); найден на древесине хвойных в Монголии, Испании, Венесуэле (Бондарцева, Уранчимэг, 1993; Bracamonte, Holmouist, 1994; Ortega, Lorite, 2000). Из собранных нами данных видно, что в Южном Приуралье этот вид впервые отмечен на валеже клена, вяза, дуба, жимолости, терна, ивы, черемухи, караганы кустарниковой.

Trametes ochracea в Европе встречается преимущественно на валеже березы (Ryvarden, Gilbertson, 1994); в Скандинавии — преимущественно на березе, тополях (Nordic Macromycetes, 1997); на Урале отмечен на березе, дубе, осине и черемухе (Синадский, 1962; Степанова-Каратвенко, 1967); в Сибири — на валеже черемухи (Жуков, 1980), кедра (Ноздренко, 1965), березы и

осины (Мухин, 1993); в Казахстане — на березе и осине; в Киргизии — на яблоне и урюке (Поспелов и др., 1957).

Основной субстрат в Европе для Trametes trogii — древесина тополей и ивы. На Украине вид отмечен на древесине сосны; в Сибири и на Урале — в основном на осине; в Киргизии — на грецком орехе (Поспелов и др., 1957); в Казахстане известна одна находка на яблоне (Шварцман, 1964). В Южном Приуралье вид встречается чаще всего на валеже осины и вяза, также найден на тополях, иве, яблоне.

Даже такой вид, как Daedalea quercina, отнесенный нами к эустенотрофам, т.е. наиболее консервативным видам в отношении субстратной специализации, изредка встречается и на других древесных растениях. В Томской области гриб был отмечен на тополях и осинах (Миловидова и др., 1980); на Украине, помимо дуба, источником субстрата является бук и каштан (Визначник грибів України, 1972).

Стенотрофный вид Fistulina hepatica в Северной Европе встречается только на дубах, в Центральной и Южной Европе является обычным на Castanea.

В некоторых случаях изменяется не спектр субстратов в целом, а спектр предпочитаемых субстратов. В частности, это касается Daedaleopsis confragosa, который в Европе чаще встречается на древесине ивы (Ryvarden, Gilbertson, 1994), а в Оренбургской области предпочтительно заселяет древесину березы.

В отношении субстратной специализации некоторых видов нам удалось найти достаточно противоречивые данные. По многочисленным литературынм данным (Жуков, 1980; Мухин, 1993; Поспелов и др., 1957; Шварцман, 1964; Визначник грибів України, 1972; Ryvarden, Gilbertson, 1994), Ganoderma lipsiense предпочтительно заселяет древесину лиственных растений, а на хвойных встречается значительно реже. Это подтверждается и лабораторными исследованиями (Adaskaveg et al., 1990). При этом, согласно монографии "Nordic Macromycetes" (1997), в Северной Европе источниками субстрата преимущественно являются хвойные растений.

Hymenochaete tabacina обычно встречается на пнях и валеже лиственных растений, особенно родов Salix и Corylus (Визначник грибів України, 1972; Бондарцева, Пармасто, 1986). В Китае этот гриб отмечен на Quercus и Camelia (Dai Yu-Cheng et al., 1997; Zhang, 1997). В Оренбургской области основной субстрат для этого вида — пни дуба. Однако в монографии "Nordic

Macromycetes" (1997) сообщается, что этот гриб обитает на разных древесных растениях, но никогда не встречается на дубе (курсив автора).

Оперируя материалами о спектре субстратов, заселяемых теми или иными дереворазрушающими грибами, мы опирались на данные о субстратной специализации видов в разных регионах нашей планеты, приведенные в литературных источниках. Мы учитывали, что собранные нами данные неполны и в ряде регионов рассматриваемые виды могут встречаться на древесине других древесных растений, но априори полагали, что большая часть потенциальных субстратов отдельных видов нами была учтена.

Исходя из этой предпосылки в ряде случаев мы можем говорить о расширении в регионах субстратного спектра некоторых видов ксилотрофных грибов за счет включения в их субстратные спектры новых родов древесных растений, ранее не учтенных в доступных нам источниках.

По нашим данным, в Оренбургской области впервые были учтены следующие находки видов дереворазрушающих грибов на субстратах: Irpex lacteus — яблоня, акация желтая; Lenzites warnierii — липа; Oxyporus corticola — дуб, черемуха; Oxyporus obducens — осина, черемуха; Phellinus igniarius — черемуха, карагана кустраниковая; Postia sericeomollis — клен; Steccherinum ochraceum — клен, жимолость, крушина, яблоня; Trametes gibbosa — черемуха, сосна; Trametes suaveolens — вяз; Tyromyces chioneus — вяз; Phellinus rhamnii — черемуха, крушина (обычный субстрат — виды сем-ва Rhamnaceae).

Субстратная специализация некоторых видов ксилотрофных грибов иногда заметно варьирует и в пределах сравнительно небольших территрий. В даном случае главный фактор, по-видимому, — наличие существенных отличий в условиях среды на незначительном отрезке широтного или долготного градиента. В частности, в Оренбургской области, на территории которой граничат лесостепная и степная природные зоны, и, следовательно, имеется значительное варьирование характеристик местообитаний, у ряда видов также наблюдается изменение субстратной избирательности (табл.7). Отметим, что при анализе нами не учитывались данные о находках грибов в пойменных биотопах в пределах обеих природных зон.

Таким образом, мы видим, что в широтном градиенте, по мере перехода от лесостепных к степным условиям обитания, происходит сужение спектра древесных растений, заселяемых

Таблица 7

**Субстратная специализация ряда видов ксилотрофных грибов в лесостепной и степной зонах Южного Урала (Оренбургская область)**

| Вид | Род древесных растений | |
|---|---|---|
| | Лесостепная зона | Степная зона |
| Abortiporus biennis | *Betula, Malus, Populus* | *Populus, Ulmus* |
| Cerrena unicolor | *Acer, Alnus, Betula, Pinus, Populus, Quercus, Tilia, Ulmus* | *Alnus, Betula, Populus, Ulmus* |
| Fomitoporia punctata | *Acer, Alnus, Padus, Populus, Quercus, Salix* | *Padus, Populus* |
| Fomitopsis pinicola | *Acer, Alnus, Betula, Padus, Pinus, Populus, Tilia, Ulmus* | *Alnus, Betula* |
| Ganoderma lipsiense | *Acer, Alnus, Betula, Populus, Quercus, Ulmus* | *Alnus, Populus, Ulmus* |
| Laetiporus sulphureus | *Acer, Quercus, Salix, Ulmus* | *Quercus, Salix* |
| Oxyporus corticola | *Alnus, Betula, Padus, Populus, Quercus* | *Alnus, Betula* |
| Polyporus arcularius | *Acer, Betula, Populus, Quercus, Tilia* | *Quercus, Populus* |
| Polyporus squamosus | *Acer, Malus, Padus, Populus, Tilia, Ulmus* | *Acer, Alnus, Padus, Populus. Ulmus* |
| Schizophyllum commune | *Acer, Alnus, Betula, Caragana, Padus, Populus, Quercus, Salix, Tilia, Ulmus* | *Alnus, Populus, Tilia* |
| Trametes gibbosa | *Acer, Alnus, Betula, Padus, Pinus, Populus, Quercus, Salix, Tilia, Ulmus* | *Acer, Betula, Populus, Ulmus* |
| Trametes hirsuta | *Acer, Alnus, Betula, Padus, Populus, Quercus, Salix, Tilia, Ulmus* | *Padus, Populus, Ulmus* |
| Trametes versicolor | *Acer, Betula, Padus, Populus. Quercus, Tilia, Ulmus* | *Betula, Populus, Tilia* |

рядом ксилотрофных грибов. У некоторых грибов изменяется не только количество субстратов, но и относительная встречаемость на них. Так, например, Trametes hirsuta в пределах лесостепной зоны Южного Приуралья преимущественно встречается на валеже и пнях вяза, а в лесах степной зоны чаще на валеже черемухи.

Таким образом, мы видим, что региональное варьирование субстратной специализации является одним из аспектов адаптации отдельных видов и трофической структуры микобиоты в целом к условиям среды.

Выделяют два типа адаптивных механизмов.

1. Обеспечение приспособительного характера общего уровня стабилизации отдельных функций субсистем и системы в целом по отношению к наиболее устойчивым параметрам среды.

2. Поддерживание относительного постоянства этого уровня путем включения функциональных (компенсаторных) адаптивных реакций при отклонении условий среды от их средних характеристик (Шилов, 1977).

М.А. Бондарцева (2000) по отношению к афиллофороидным грибам трактует эти механизмы следующим образом:

— отбор видов, адаптированных к данным условиям, и элиминация видов, этим условиям не соответствующих или переставших соответствовать;

— приобретение адаптации к изменившимся условиям, в том числе освоение новых экологических ниш и субстратов.

В отношении изменения субстратной специализации, как было показано выше, выделяются две тенденции адаптационных преобразований, достаточно явно проявляющиеся у видов ксилотрофных грибов. Первая из них — сужение спектра заселяемых родов древесных растений как ответ на экстремальные условия среды на границе распространения лесов. При этом наиболее ярко проявляется специализация видов к обитанию на древесине строго определенного круга родов древесных растений, обусловленная комплексом ферментов данных видов. Вторая тенденция реализуется через увеличение трофической пластичности видов, выражающееся через включение в спектр субстратов древесины ряда родов растений, нетипичных для данных видов в других регионах.

### Специализация по отношению к размерам и состоянию субстрата

Как уже упоминалось выше, у ксилотрофных базидиомицетов наблюдается специализация не только к родовой принадлежности субстрата, но и к другим его характеристикам — размерам и состоянию.

Под состоянием субстрата мы в данном случае понимаем не степень деструкции древесины, а обнаружение плодовых тел

гриба на валежной древесине, сухостойных, живых деревьях или пнях.

Многие виды ксилотрофных грибов демонстрируют избирательность и к размерам субстрата. Мы анализировали встречаемость плодовых тел грибов на субстратах разных размеров, выделяя следующие фракции: пни, крупные стволы (диаметр от 20 см), стволы среднего размера и крупные ветви (диаметр 10—20 см), средние ветви (диаметр 3—10 см), мелкие ветви (диаметр меньше 3 см).

Самые мелкие фракции субстрата — опад и мелкоразмерный отпад нами не учитывались, так как в разложении этих фракций участвуют преимущественно другие группы грибов, в частности гумусовые сапротрофы, такие, как представители родов Mycena, Omphalina, Marasmius и др.

Известно, что деревья с большим диаметром меньше и медленнее просыхают, чем тонкомерные, что способствует более длительному сохранению оптимальной влажности для развития ксилотрофов. Кроме того, более рыхлая древесина крупных стволов легче поддается разрушению этими грибами (Молчанов, Преображенский, 1957). Вероятно, этим можно отчасти объяснить выявленную тенденцию к повышению обилия отдельных видов с увеличением диаметра отпада. Диаметр также является показателем объема древесины как пищевого субстрата для грибов. Небольшого объема мелких ветвей достаточно для развития мицелия, способного образовывать единичные плодовые тела. Чем больше диаметр, а следовательно и объем древесины, занимаемый мицелием, тем выше вероятность появления и большего числа базидиом. Однако на очень крупном субстрате на первый план выступают другие факторы, в частности конкуренция видов одного трофического уровня (Гордиенко, 1986).

Анализ встречаемости видов грибов на разных фракциях показывает, что микобиота ксилотрофных грибов региона сложена видами с разной степенью избирательности по отношению к этому признаку субстрата (табл. 8)

Большинство видов ксилотрофных грибов достаточно индифферентно по отношению к размерам субстрата. К ним, в частности, относятся такие широко распространенные виды, как Cerrena unicolor, Daedaleopsis confragosa, Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola, Schizophyllum commune, базидиомы которых формируются как на крупных стволах, так и на веточном отпаде другого размера. Некоторое количество видов приурочено к крупноразмерному

Таблица 8

**Распределение ряда видов ксилотрофных грибов по фракциям субстрата**

| Вид | фракции субстрата | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Пни | Крупные стволы | Средние стволы и крупные ветви | Средние ветви | Мелкие ветви |
| Daedalea quercina | + | + | | | |
| Daedaleopsis confragosa | + | + | + | | |
| Datronia mollis | | + | + | + | + |
| Fistulina hepatica | + | + | | | |
| Fomes fomentarius | + | + | + | + | |
| Fomitoporia punctata | | | + | + | |
| Fomitopsis pinicola | + | + | + | | |
| Ganoderma lipsiense | + | + | | | |
| Hapalopilus rutilans | | + | + | + | |
| Inocutis dryophila | | + | | | |
| Inonotus radiatus | + | + | | | |
| Irpex lacteus | + | + | + | + | + |
| Laetiporus sulphureus | + | + | | | |
| Oxyporus populinus | | + | | | |
| Phellinus igniarius | | + | + | | |
| Phellinus tremulae | | + | | | |
| Piptoporus betulinus | | + | + | + | |
| Polyporus brumalis | | + | | | |
| Polyporus squamosus | + | + | + | | |
| Postia hibernica | | + | + | + | + |
| Schizophyllum commune | + | + | + | + | + |
| Steccherinum ochraceum | | | + | + | + |
| Trametes ochracea | | | + | + | |
| Trametes Trogii | + | + | + | | |
| Trametes versicolor | + | + | + | + | + |
| Trichaptum pargamenum | | | + | + | |

субстрату: Abortiporus biennis, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Ganoderma lipsiense, Inocutis dryophila, Inocutis rheades, Inonotus radiatus, Laetiporus sulphureus, Lenzites warnieri, Oxyporus populinus, Phellinus alni, Phellinus tremulae, Polyporus brumalis, Polyporus squamosus, Porodaedalea pini. Виды, исключительно или преимущественно заселяющие валежные ветви среднего и малого размера, нами в микобиоте не выявлены.

Отдельно остановимся на видах, предпочтительно заселяющих пни. Пни представляют собой специфическую экологическую нишу, с которой связан своеобразный комплекс дереворазрушающих грибов. С одной стороны, пни можно рассматривать как определенный тип валежной, мертвой древесины. Вместе с тем пень — это нижняя часть древесного ствола, и грибы, поселяющиеся на растущих деревьях у корневой шейки, зачастую могут продолжать развитие на пнях (Стороженко и др., 1992). К видам, обитающим преимущественно на пнях, относятся Daedalea quercina, виды рода Hymenochaete.

Анализируя данные о встречаемости видов на разных фракциях субстрата, мы исходили из того, что каждая из фракций представляет собой определенный тип экологической ниши для дереворазрушающих грибов. Мы выделили эти ниши лишь в самом общем виде, хотя возможно и более подробное выделение. В частности, В.П. Исиков (Ісіков, 1997) выделил на древесном растении около 200 потенциальных экологических ниш. Десять основных ниш (по основным органам растения) он использовал для расчета потенциальной численности видов грибов на древесных растениях.

М.А. Бондарцева (2000) предлагает учитывать и анализировать одновременно оба параметра (размеры и тип субстрата), выделяя следующие категории субстратов (трофические категории): живые деревья; усыхающие живые деревья, сухостой; крупномерный свежий валеж; крупный и средний частично разрушенный валеж; сильно разрушенная валежная древесина; пни; сухие ветви на стволах; валежные средние и мелкие ветви. Кроме этого, она рассматривает грибы, обитающие на почве, подстилке, лишайниках и мхах.

С точки зрения избирательности видов грибов по отношению к типу (состоянию) субстрата, их можно объединить в две важнейшие группы: сапротрофы и биотрофы. В некоторых случаях говорят о сапротрофных и паразитических видах. Однако применение к дереворазрушающим грибам понятий “паразиты”

и "биотрофы" одинаково неправомерно. Субстратом для сапротрофов является детрит, т.е. мертвое органическое вещество. Паразит — это организм, живущий за счет особей другого вида и тесно с ним связанный в своем жизненном цикле, а биотроф — организм, питающийся другими живыми организмами (Реймерс, 1991). Однако среди ксилотрофных базидиомицетов виды, питающиеся содержимым живых клеток растения-хозяина, отсутствуют. В большинстве случаев живые деревья первично заселяются бактериями (Knogge, 1996; Shigo, 1975). Микроорганизмы, вызывая гниение клеточных стенок, готовят субстрат для поселения грибов. Таким образом, грибы заселяют уже мертвые ткани и с этой точки зрения не могут быть с полным правом отнесены к паразитам.

Заслуживает внимания подход, когда виды грибов условно подразделяются на сапротрофы и паразиты (биотрофы) исходя из их встречаемости на валежной или сухостойной древесине или на живых деревьях соответственно. Хотя и при такой дифференциации видов имеется ряд спорных моментов. Например, такой вид, как Daedalea quercina, считающийся достаточно типичным сапротрофом, плодовые тела которого формируются на пнях дуба, был несколько раз отмечен нами на живых экземплярах Quercus robur. Подобные виды зачастую определяют как "нектротрофные паразиты", т. к. источником их питания являются отмершие ткани живых деревьев.

На наш взгляд, наиболее точным является разделение грибов на сапротрофы и фитопатогены, т. е. виды, обитающие на детрите и виды, обнаруженные на живых деревьях.

Как и в случае со стено- и эвритрофностью, сапротрофизм и паразитизм (биотрофизм) являются двумя противоположными, крайними позициями в градиенте отношения видов к состоянию субстрата. Если рассматривать этот градиент более подробно, выделяются следующие группы грибов (Бондарцева, 2000):

— патогенные грибы, начинающие свое развитие на живых деревьях и отмирающие вскоре после гибели дерева;

— факультативные сапротрофы: грибы, преимущественно растущие на живых деревьях, способные расти сапротрофно;

— факультативные патогены: грибы, растущие преимущественно сапротрофно, но способные поселяться на ослабленных живых деревьях;

— сапротрофы на детрите различной степени разложения (большая часть видов).

Кроме этих категорий, имеющих непосредственное отношение к дереворазрушающим грибам, М.А. Бондарцева для афиллофоровых грибов также выделяет следующие группы: сапротрофы на гумифицированных остатках древесины и подстилки (Coltricia perennis, некоторые клавариоидные и гидноидные грибы); микоризообразователи (некоторые виды кортициевых, клавариоидных и гидноидных грибов); сапротрофы на стеблях травянистых растений (Polyporus rhizophylus); напочвенные сапротрофы (некоторые клавариоидные и гидноидные грибы).

С точки зрения хозяйственной значимости, наибольший интерес представляют собой фитопатогенные грибы, относящиеся, согласно вышеприведенной классификации, к патогенам и факультативным сапротрофам.

К числу наиболее активных фитопатогенов следует отнести Heterobasidion annosa, Porodaedalea pini, Fomes fomentarius, Phellinus igniarius, Phellinus tremulae, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila.

Heterobasidion annosa является важнейшим возбудителем корневой гнили хвойных пород в Западной и Восточной Европе, распространенным также на Урале, в Казахстане, Сибири, на Дальнем Востоке, вплоть до Северной Америки (Ванин, 1931; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1993; Негруцкий, 1973, 1986; Раптунович, 1994; Синадский, 1983; Степанова-Картавенко, 1967; Шварцман, 1964; Bernicchia, 1990; Delatour, 1980; Marincovic, 1980; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Wagn, 1980). Этот вид обитает на вегетирующих деревьях и валежной древесине пихты, ели и сосны, реже встречается на лиственнице и можжевельнике; отмечен и на ряде лиственных пород (Негруцкий, 1986). Вызываемое грибом заболевание носит очаговый характер. Возникновение и развитие этих очагов определяется благоприятно складывающимися для жизнедеятельности гриба лесорастительными условиями (наличие толстого слоя подстилки, соприкосновение и срастание корневых систем различных деревьев, достаточная влажность, затененность и др.; Синадский, 1977).

В Оренбургской области наличие очага корневой губки было впервые отмечено С.И. Ваниным (1929) в Бузулукском бору. В дальнейшем изучением этого очага занимались многие фитопатологи (Ванин, 1931; Давиденко, 1979, 1980, 1986; Негруцкий, 1986; Синадский, 1953, 1977). По данным М.В.Давиденко (1986), в начале 80-х гг. более одной пятой площади сосняков Бузулукского бора было заражено корневой губкой. Общая площадь очагов со-

ставляла 5, 6 тысяч га; средний ежегодный отпад деревьев в очагах — до 6,7 %. Большая часть (90 %) выявленных очагов была сосредоточена в высокоплотных культурах сосны I—III классов возраста, преимущественно в условиях мшистых и травянистых сосняков высших бонитетов. В 1997 г. очаг Heterobasidion annosa возник в Болотовском бору Кваркенского раиона и уже привел к возникновению ветровалов на значительной площади. Несмотря на наличие многолетних наблюдений за очагами и проведение многочисленных опытов по предупреждению распространения корневой губки в Бузулукском бору проблема эпифитотии этого гриба не решена до настоящего времени.

Сосновая губка (Porodaedalea pini (Brot.: Fr.) Murrill) широко распространена в сосновых и смешанных лесах Западной и Восточной Европы, Азии, Северной Америки, Северной Африки (Бондарцева, Пармасто, 1986; Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994). Гриб вызывает пестро-красную стволовую гниль сосны, сибирского кедра, лиственницы. Развитие гнили снижает выход деловой древесины на 20—40 % (Синадский, 1977). Сосновые насаждения заражаются этим грибом начиная от 40—50 лет, достигая максимальной зараженности к 100—120 годам (Ванин, 1931; Синадский, 1977; Смирнова, 1969; Цилюрик, Шевченко, 1983). С.И. Ванин (1929, 1931) указывал, что в Бузулукском бору зараженность древостоев сосны Porodaedalea pini составляет в среднем 16 %, но в перестойных сосняках достигает 68 %. Наши исследования показали, что на данный момент уровень зараженности древостоев этим грибов в Бузулукском бору практически не изменился. В борах востока области сосновая губка была нами встречена лишь однажды.

Большое влияние на состояние древостоев дубрав оказывают трутовик древолюбивый (Inocutis dryophila (Berk.) Fiasson & Niemellä), печеночница обыкновенная (Fistulina hepatica (Schaeff.: Fr) Fr.), дубовый трутовик (Fomitoporia robusta (P. Karst) Fiasson & Niemellä). Inocutis dryophila обитает на вегетирующих деревьях дуба, изредка на ясене. Встречается в Западной Европе (чаще в центральной и южной части континента, в Скандинавии редок (Ryvarden, Gilbertson, 1994; Kotiranta, Niemellä, 1996)), в Северной Америке (Gilbertson, Ryvarden, 1987); в России — от европейской части страны до Дальнего Востока (Бондарцева, Пармасто, 1986). Впервые этот вид в Оренбургской области был отмечен С.И.Ваниным (1929, 1931), исследовавшим дубовые древостои окрестностей Бузулукского бора. По его данным, зараженность

древолюбивым трутовиком в этих дубравах достигала 70—90 %. Наши исследования дубрав разных районов области показали, что в среднем уровень зараженности древостоев этим видом значительно ниже — 10—15 %. Лишь в дубравах, в которых наблюдается хозяйственная и рекреационная активность, а также в древостоях, поврежденных низовыми пожарами, зараженность достигает 40—60 %. Это обусловлено большим количеством повреждений стволов дуба, что повышает возможность проникновения в них гриба.

Активным патогеном дуба является Fomitoporia robusta. Это вид-космополит, широко распространенный в широколиственных лесах Европы, Азии, Северной Америки, Африки, Австралии (Бондарцев, 1953; Бондарцева, Пармасто, 1986; Gilbertson, Ryvarden, 1987, Ryvarden, Gilbertson, 1994; Ryvarden, Johansen, 1980). Отмечен на вегетирующих деревьях дуба, реже — на каштане, лещине, клене и ряде других родов лиственных деревьев. Вызывает белую гниль смешанного типа. Распространенность гриба в насаждениях достигает в среднем 5 %. В Оренбургской области Fomitoporia robusta чаще встречается в низкогорных дубравах южных отрогов Уральских гор, где зараженность древостоев грибом местами достигает 7—10 %. В сыртовых и пойменных дубравах зараженность составляет 1—3 %.

Гриб Fistulina hepatica имеет меньшее распространение в Оренбургской области. Его ареал также связан с ареалом дуба. Значительно реже вид встречается на вегетирующих деревьях и валежной древесине клена, березы, бука, лещины, липы (Бондарцев, 1953; Ryvarden, Gilbertson, 1994). Вызывает бурую гниль Большая часть деревьев, пораженных этим грибом, имеют "скрытую гниль". Лишь в наиболее благоприятных климатических условиях происходит образование базидиом. Наибольшая зараженность печеночницей (до 30 %) была отмечена нами в пойменных дубравах реки Урал, пройденных низовым пожаром.

Наибольшие показатели зараженности древостоев дуба всеми тремя вышеописанными видами характерны для дубрав с высокой антропогенной нагрузкой.

Сходная тенденция увеличения зараженности дубов грибами в связи с усилением степени рекреационного воздействия была отмечена в дубравах Среднего Поволжья (Чураков, Чаевцев, Чураков, 1994): по мере увеличения антропогенной нагрузки зараженность древостоев Inocutis dryophila возрастала от 25 до 71 %, Fomitoporia robusta — от 7 до 13 %.

Для прочих лиственных древесных растений наиболее активными патогенами являются Fomes fomentarius, Phellinus igniarius и Phellinus tremulae. Fomes fomentarius вызывает смешанную светло-желтую гниль с многочисленными черными черточками и линиями, отделяющими здоровую древесину от разрушенной (Бондарцев, 1953; Ванин, 1931; Синадский, 1977; Цилюрик, Шевченко, 1983). В Оренбургской области Fomes fomentarius отмечен на древесине всех родов древесных растений, кроме сосны, лиственницы и жимолости. Особенно велика значимость гриба в микоценозах березняков и осинников, где с его участием происходит деструкция валежной древесины, пней, сухостоя и вегетирующих деревьев. Максимальная зараженность отмечена в перестойных березняках и осинниках (до 30 %).

Ложный трутовик, так же, как и трутовик настоящий, является космополитом и характеризуется значительной пластичностью по отношению к субстрату (Бондарцев, 1953; Бондарцева, Пармасто, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1994). Гриб вызывает белую, с черными линиями, активно развивающуюся гниль. В Оренбургской области Phellinus igniarius чаще всего встречается на осине, несколько реже — на ивах, тополях, кленах. С.И.Ванин (1929) отмечал, что в осинниках окрестностей Бузулукского бора зараженность осины этим грибом достигала 80—90 %. В изученных нами осинниках зараженность древостоев не превышала 30—40 %. В целом распространение Phellinus igniarius в области по большей части приурочено к пойменным биотопам.

Еще одним видом, приводящим к потерям большого количества древесины осины в Оренбургской области, является Phellinus tremulae. Это стенотрофный вид, встречающийся на вегетирующих осинах. Л.Риварден и Р.Гилбертсон (Ryvarden, Gilbertson, 1994) приводят данные о находках этого вида на Populus alba и Populus canescens. Вид распространен в Европе, Азии, Северной Америке — повсеместно, где имеются перестойные осинники. Гриб вызывает белую гниль, которая продолжает развиваться некоторое время после гибели дерева (Бондарцева, Пармасто, 1986; Ксенофонтова, 1964). Максимальная зараженность грибом отмечена в осинниках в возрасте 60—70 лет, где она достигает 60—90 % (Ванин, 1931; Цилюрик, Шевченко, 1983). В осинниках Оренбургской области Phellinus tremulae является достаточно постоянным участником микоценозов, однако численность его невысока (10—15 %) Исключение составляют перестойные осинники, подверженные

значительной антропогенной нагрузке, в которых наблюдается большое количество механических повреждений стволов, обламывание ветвей, что и приводит к заражению деревьев грибом. Однако и в этих осинниках обычно зараженность не поднимается выше 40 %. Лишь в осинниках, произрастающих на г.Яман-Тау в Тюльганском районе, где осуществляется очень активный выпас скота, зараженность древостоев лоджным осиновым трутовиком достигает 80 %.

Описанные выше виды ксилотрофных базидиомицетов достаточно широко распространены в лесах Оренбургской области. Их высокая дереворазрушающая активность и тенденция к быстрому расселению в лесах, подверженных рекреационному воздействию, требуют создания постоянно действующей системы мониторинга за состоянием популяций этих видов, контроля за древостоями, в которых эти патогены могут дать вспышку численности — в первую очередь это касается спелых и перестойных сосняков, дубрав и осинников.

Также к ксилотрофным грибам, способным поселяться на вегетирующих растениях, относятся Armillaria mellea, Fomitopsis pinicola, Ganoderma lipsiense, Laetiporus sulphureus, Oxyporus populinus, Phellinus alni, Phellinus linteus. Некоторые виды (Abortiporus biennis, Daedalea quercina, Fomitoporia punctata, Piptoporus betulinus, Pleurotus ostreatus, Polyporus squamosus, Irpex lacteus, Trametes gibbosa, Trametes trogii) мы считаем некротрофными паразитами, поражающими ткани дерева, ставшие мертвыми по иным причинам (бактериальное поражение, инфекция другого гриба, механическое повреждение).

В микобиоте ксилотрофных базидиомицетов Южного Приуралья подавляющее большинство видов дереворазрушающих грибов (46,7 %) обитает только на валежной древесине. На вегетирующих растениях отмечено 16,6 % видов. При этом лишь 3,7 % от общего числа видов встречаются исключительно на вегетирующих деревьях.

Таким образом, мы рассмотрели три выделенных нами аспекта субстратной специализации ксилотрофных грибов — систематическая принадлежность субстрата, тип (состояние) субстрата, размеры (объем) субстрата. Отношение к комплексу этих характеристик у каждого вида грибов достаточно заметно отличается.

Можно предположить, что каждая из вышеописанных характеристик субстрата имеет разную “ценность” для разных видов

грибов. Другими словами, для одного вида более значимым является систематическая принадлежность субстрата, а распространение другого в большей степени определяется объемом или физико-химическими характеристиками доступного субстрата.

Исследованию относительной значимости свойств субстрата для ксилорофных грибов посвящена работа П.В. Гордиенко (1986). На основании анализа сопряженности встречаемости некоторых видов и единиц субстрата с разными характеристиками доказывается, что с типом субстрата достоверно связано расселение Trametes versicolor и Daedaleopsis tricolor. Для первого гриба наиболее характерны единичные находки плодовых тел на пнях, другие виды субстрата менее заметно влияют на его обилие, и связь с ними недостоверна. Второй гриб обильнее на сухостое, чем на валеже. Предпочтение данным видам субстрата, вероятно, связано с тем, что эти ксилотрофы относятся к живущим в условиях среднего увлажнения. На валеже в силу как более влажного микроклимата, так и конкуренции влаголюбивых видов, они не достигают максимального обилия.

Для таких видов, как Trametes ochracea и Daedaleopsis tricolor, определяющим фактором является диаметр субстрата, для других (Trametes versicolor, Schizophyllum commune) — его родовая принадлежность. Наряду с отмеченной межфакторной специализацией, существует также явно выраженная внутрифакторная специализация этих видов. На субстрате, имеющем одни и те же параметры, обилие разных видов различно (Гордиенко, 1986)

Таким образом, мы видим, что все выделенные нами характеристики субстрата играют заметную роль в формировании видового состава микоценозов и, как следствие, влияют на их функционирование как составных частей системы редуцентов древесины. Отметим, что нами не рассматривалась специализация видов ксилотрофных грибов к обитанию на древесине определенных стадий разложения. Этот вопрос, тесно связанный с химизмом преобразования древесины под микогенным влиянием, будет нами подробнее рассмотрен при описании динамики структур микоценозов.

Обобщая данные о влиянии систематическои принадлежности, состояния и объема субстрата на отдельные виды дереворазрушающих грибов Оренбургской области, мы предприняли попытку провести сравнительную оценку трофической структуры сообществ грибов, обитающих на древесине основных родов

древесных растений в Оренбургской области. С этой целью каждое сообщество грибов было отображено нами в пространстве факторов, определяющих субстратную специализацию (рис. 7). При этом нами были учтены только виды, наиболее общие для каждого из родов древесных растений.

Результаты анализа полученных графиков показывают ряд тенденций, общих для сообществ всех основных лесообразующих древесных растений области. Наиболее специализированным типом субстрата, осуществлять деструкцию которого способно лишь ограниченное число видов, являются живые (ослабленные) деревья. Наименее специфичным субстратом являются мелкие фракции валежа, на котором отмечается обычно максимальное количество видов ксилотрофных грибов, причем в большинстве своем — эвритрофов в широком понимании этого слова.

Параллельно с общими тенденциями, существуют и отличия трофических структур разных сообществ. Исходя из потенциальной заселяемости субстратов с разными характеристиками, трофическая структура сообществ дереворазрушающих грибов, заселяющих древесину дуба в Оренбургской области (рис. 7А), характеризуется прямой пропорциональной зависимостью между выделенными свойствами субстратов. Для сообществ грибов, обитающих на других родах древесных растений, закономерности связей между свойствами субстратов выглядят иначе (рис. 7В).

Данное графическое представление информации о субстратной специализации видов в пределах сообществ определенного типа позволяет также оценить наличие конкурентных взаимоотношений в сообществах. Очевидно, что ряд видов ксилотрофных грибов, разлагающих мелкие валежные ветви, отличаются лишь отношением к систематической принадлежности субстрата. Это, естественно, свидетельствует о наличии активной конкуренции между этими грибами за субстрат.

Таким образом, дисперсия трофической пластичности видов определяет дифференциацию их трофических ниш в сообществе за счет возникновения конкурентных отношений между видами с близкими требованиями к свойствам субстрата. Особенности избирательности по отношению к субстрату у видов, входящих в сообщество грибов, реализующих разложение древесины того или иного рода древесных растений, определяют специфику трофической структуры данных сообществ.

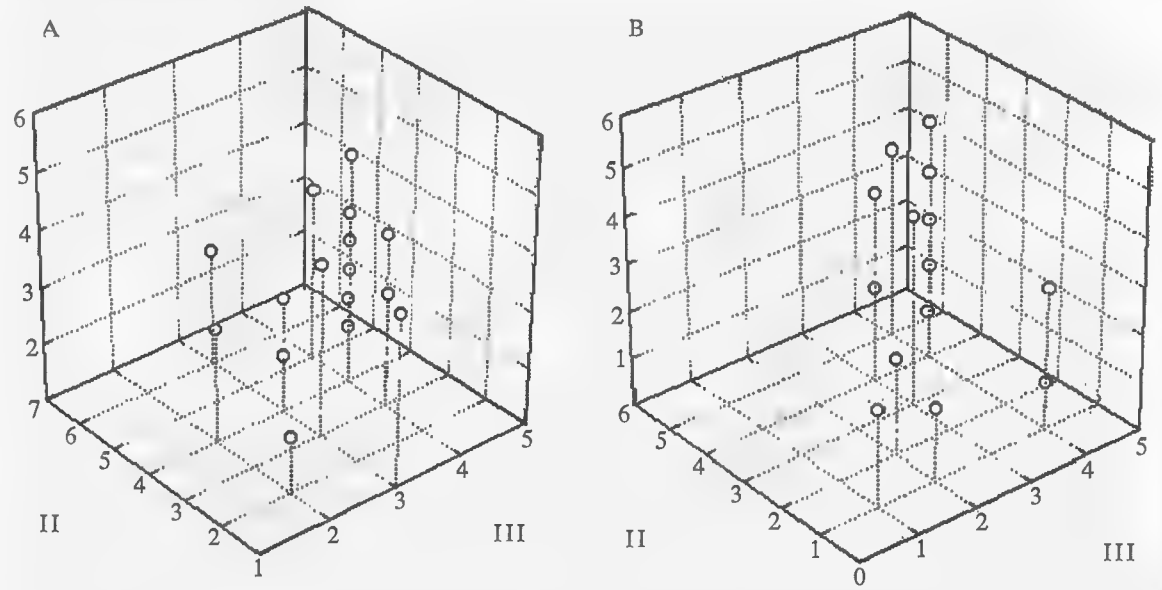



Рис. 7. Соотношение аспеков субстратной специализации ксилотрофных грибов, осуществляющих деструкцию древесины березы (А) и дуба (В) в лесах Оренбургской области.

Аспекты специализации: I — *по объему субстрата:* 1 — пни; 2 — крупные стволы; 3 — средние стволы и крупные ветви; 4 — средние ветви; 5 — мелкие ветви; II — *по систематической принадлежности субстрата:* 1 — эустенотрофы; 2 — стенотрофы; 3 — специализированные эвритрофы 2-го порядка; 4 — слабоспециализированные эвритрофы 2-го порядка; 5 — специализированные эвритрофы 1-го порядка; 6 — эвритрофы 1-го порядка; III — *по отношению к состоянию субстрата:* 1 — патогены; 2 — факультативные сапротрофы; 3 — факультативные патогены; 4 — сапротрофы.

## III.4. Формационная структура

Сообщество дереворазрушающих грибов определенного древостоя складывается из видов с ярко выраженной субстратной специализацией и видов, имеющих низкую избирательность по отношению к субстрату. В случае, если рассматриваемый нами древостой чистый, т. е. состоит из деревьев одного рода древесных растений, сообщество грибов данного древостоя мы вполне можем определить как микоценоз. Однако в большинстве случаев приходится иметь дело с древостоями, которые состоят из деревьев нескольких родов. В этом случае вряд ли правомерно говорить о едином микоценозе подобного древостоя. Из-за наличия специализации видов грибов на деструкции древесины определенных родов растений, между видами, предпочтительно заселяющими древесину разных родов, отсутствует конкуренция за субстрат. Рассматривая конкуренцию как наиболее существенную основу существования микоценоза как единого, реально существующего образования, мы должны в пределах каждого исследуемого участка леса выделять микоценозы, соответственно присутствующим в древостое родам древесных растений. Другими словами, экологические особенности ксилотрофных грибов, в частности их субстратная специализация, служат причиной их неслучайного распределения по лесным формациям, в результате чего возникают более или менее постоянные комплексы видов — формационные микобиоты. Анализ формационных биот ксилотрофных грибов был впервые применен В.А. Мухиным при изучении биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины (1993). Данный анализ В.А. Мухин рассматривает как частный случай применения принципов формационного анализа флоры, который позволяет "проследить связи развития флоры с развитием различных типов растительности и обусловливающей его совокупностью условий среды, выявить своеобразные пути развития растительного покрова изучаемой территории, а отчасти и разобраться в генезисе определенных типов растительности" (Толмачев, 1974, с. 183).

Для решения этого комплекса вопросов, важных для понимания природы биоты дереворазрушающих грибов Оренбургской области, рассмотрим особенности микобиот отдельных лесных формаций.

## Биота ксилотрофных грибов лесов хвойных формаций

Сосновые древостои занимают в Оренбургской области очень малые площади. В микобиоте дереворазрушающих грибов сосняков области отмечено 38 видов, относящихся к 28 родам и 19 семействам. Коэффициент видовой насыщенности семейств — 2,0; родовой насыщенности семейств — 1,47; видовой насыщенности родов — 1,36. Основу микобиоты составляют виды семейств Phaeolaceae, Fomitopsidaceae. На их долю приходится 34,2 % видов, встреченных в Оренбургской области на древесине сосны (рис. 8).

По видовому богатству биота дереворазрушающих грибов сосновых лесов области несколько опережает микобиоту сосняков Среднего и Южного Урала (Степанова-Картавенко, 1967). Это, по-видимому, связано с разной степенью изученности биот ксилотрофных грибов этих сосняков. По таксономическим пропорциям рассматриваемая формационная микобиота занимает промежуточное положение между микобиотами сосняков Среднего и Южного Урала с одной стороны, Челябинской и Кустанайской областей с другой стороны (табл. 9).

В рассматриваемой формационной биоте преобладают виды-эвритрофы (92,1 %), из них большее значение имеют эвритрофы второго порядка. Доля стенотрофных видов невелика — 7,9 %.

Одним из элементов формационного анализа является выделение специализированных видов, которые можно назвать формационными эндемиками, в том смысле, что они встречаются на рассматриваемой территории только в составе одной формационной микобиоты (Мухин, 1993). По мнению А.И. Толмачева (1974, с. 156), "наличие в той или иной флоре эндемичных родов всегда является показателем значительной продолжительности развития соответствующей флоры... Показателем длительного развития флоры является также богатство эндемами видового ранга определенных неэндемичных родов".

В микобиоте сосновых лесов Оренбургской области число специфичных видов достаточно велико — 44,7 %. Специфичными видами являются Antrodia xantha, Ceriporia reticulata, Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Exidia saccharina, Phaeolus Schweinitzii, Porodaedalea pini, Postia fragilis, P. leucomallella, P. rennyi, P. stiptica, Sceletocutis amorpha, Trichaptum fusco-violaceum. Все эти виды широко распространены в хвойных лесах северного полушария на древесине многих видов хвойных, а некоторые (Phaeolus Schweinitzii, Postia stiptica) отмечены и на дре-


Рис. 8. Систематический спектр микобиоты сосновых лесов Оренбургской области. Семейства: 1 — Coriolaceae; 2 — Steccherinaceae; 3 — Schizophyllaceae; 4 — Fomitopsidaceae; 5 — Hymenochaetaceae; 6 — Phaeolaceae; 7 — Chaetoporellaceae; 8 — одновидовые семейства.

весине лиственных. Только половина из них (Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Porodaedalea pini, Postia leucomallella, Skeletocutis amorpha, Trichaptum fusco-violaceum) являются эустенотрофами, обитающими в пределах всего своего ареала на древесине сосны (Ryvarden, Gilbertson, 1994). Остальные виды следует отнести к региональным формационным эндемикам, специализирующимся на разложении древесины сосны только в Оренбургской области. Участие формационных эндемиков в микоценозах сосновых лесов изменяется от 48,5 % в Бузулукском бору, до 80 % видов в посадках сосны в Платовской лесной даче. Наличие формационных эндемиков, а также наличие эндемичных родов (Dichomitus, Diplomitoporus, Phaeolus, Porodaedalea, Skeletocutis) и семейств (Chaetoporellaceae, Perenniporaceae) обеспечивает высокое относительное своеобразие данной формационной микобиоты.

В Оренбургской области произрастают зеленомошниковые, лишайниковые и сложнотравяные сосновые леса. Большая часть изученных естественных древостоев сосны представляют собой сложнотравяные боры, что определяется их значительной распространенностью в Оренбургской области (Писаренко и др., 1992). Видовой состав микоценозов этих боров отличается наибольшим видовым богатством (15 видов). В них представлена большая часть родов формационной микобиоты (10 родов). Особую значимость в этих микоценозах имеют Trichaptum fusco-violaceum, а также виды рода Postia.

Зеленомошниковые сосновые леса — это спелые или перестойные сосняки, произрастающие в условиях несколько повы-

Таблица 9

**Таксономические пропорции биоты дереворазрушающих грибов сосновых лесов Оренбургской области и сопредельных регионов**

(по материалам Н.Т. Картавенко, 1960; Н.Т. Степановой-Картавенко, 1967; С.Р. Шварцмана, 1964)

| Регион | Число видов | Насыщенность | | |
|---|---|---|---|---|
| | | В/Р | В/С | Р/С |
| Средний и Южный Урал | 35 | 1,6 | 2,9 | 1,8 |
| Оренбургская область | 38 | 1,4 | 2,0 | 1,5 |
| Челябинская область | 14 | 1,2 | 1,8 | 1,5 |
| Кустанайская область | 16 | 1,1 | 1,8 | 1,7 |

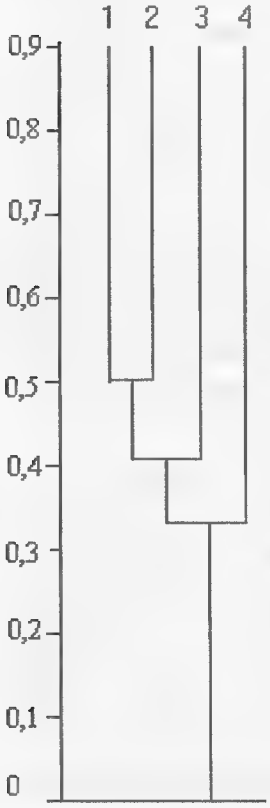



Рис. 9. Сходство видового состава микоценозов сосняков Оренбургской области.
1 — боры Кваркенского района; 2 — посадки сосны в Платовской лесной даче (Переволоцкий район); 3 — Бузулукский бор; 4 — посадки сосны в Акбулакском районе.

шенного увлажнения. По видовому богатству микоценозов они занимают промежуточное положение между сообществами грибов сложнотравяных и лишайниковых боров (11 видов). Наряду с видами, обитающими на валеже, в этих микоценозах отмечены и такие, как Heterobasidion annosa и Porodaedalea pini, обитающие на вегетирующих соснах.

Видовое богатство микоценозов лишайниковых сосняков невелико: в них отмечено лишь 5 видов ксилотрофных грибов, из которых наиболее массовым является Trichaptum fusco-violaceum.

Видовой состав микоценозов ксилотрофных базидиомицетов искусственных древостоев сосны заметно беднее, чем в естественных древостоях (2—3 вида). Чаще всего в них на валежной древесине были встречены Trichaptum fus-

co-violaceum и виды рода Postia. При этом число видов в микоценозе посадок сосны в Платовской лесной даче (Переволоцкий район) больше, чем в посадках в Акбулакском районе (с.Григорьевка). Причиной служат не только климатические условия, но также и разный возраст древостоев (60 лет в Платовской лесной даче, 30 лет в Акбулакском районе).

Для всех микоценозов естественных сосняков области общими видами являются Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Lentinus lepideus, Postia hibernica, P. leucomallella, P. sericeomollis, Trichaptum fusco-violaceum, т. е. ограниченное число видов. Во всех сосновых древостоях отмечен только один вид — Trichaptum fusco-violaceum. Поэтому сравнительный анализ видового состава микоценозов сосняков показывают, что для них характерно достаточно небольшое сходство — 0, 29. Кластерный анализ показал возможность выделения в одну группу микоценозов сосняков лесостепного Зауралья (Кваркенский район) и старовозрастных посадок сосны на границе лесостепной и степной зон (Платовская лесная дача; рис. 9). К этой группе примыкает микобиота сосняков Бузулукского бора. Отдельно выделяется сообщество дереворазрушающих грибов посадок сосны в степной зоне (Акбулакский район).

По мере перехода от микоценозов лесостепной части области (Бузулукский бор) к искусственным насаждениям сосны в степной зоне (Акбулакский район) происходит снижение видового богатства микоценозов (от 33 до 6 видов), изменяются таксономические пропорции (от 1:1,4:1,8 к 1:1,2:1,2), сокращается доля мезофильных видов (от 8 до 1). Следовательно, мы можем говорить об изменении видового состава формационной микобиоты сосновых лесов Оренбургской области в широтном градиенте.

### Биота ксилотрофных грибов лесов лиственных формаций

В микобиоте лиственных лесов Оренбургской области отмечено 119 видов, что составляет 87, 3 % от общего числа видов микобиоты области. Крупнейшими семействами являются Coriolaceae, Phellinaceae, Polyporaceae, Fomitopsidaceae, Steccherinaceae, включающие 44,3 % видов ксилотрофных базидиомицетов лесов лиственных формаций. Таксономические пропорции микобиоты 1:2,1:3,6.

Видовой состав биоты ксилотрофных базидиомицетов лиственных лесов области своеобразен — 79 видов грибов (59 %) встречены только в этих лесах. Большое количество родов являются специфичными для лесов лиственных формаций: Abor-

tiporus, Bjerkandera, Chondrostereum, Crepidotus, Daedalea, Daedaleopsis, Datronia, Fistulina, Fomes, Fomitoporia, Ganoderma, Hapalopilus, Hiericium, Inocutis, Inonotus, Laetiporus, Laxitextum, Lenzites, Oxyporus, Panellus, Phellinus, Pholiota, Piptoporus, Pluteus, Polyporus, Punctularia, Schizophyllum, Spongipellis, Steccherinum, Tyromyces, Tremella. К специфичным семействам относятся Bjerkanderaceae, Crepidotaceae, Fistulinaceae, Fomitaceae, Ganodermataceae, Hericiaceae, Inonotaceae, Pluteaceae, Tricholomataceae.

Исходя из видового состава и размещения лесной растительности в Оренбургской области мы рассматриваем отдельно три формационные биоты ксилотрофных базидиомицетов: широколиственных, мелколиственных и пойменных лесов.

**Биота ксилотрофных грибов широколиственных лесов**

Широколиственные леса в Оренбургской области представлены дубняками, кленовниками, липняками и вязовниками. В микобиоте дубрав насчитываеся 51 вид ксилотрофных базидиомицетов. Таксономические пропорции микобиоты 1:2,4:3,2. Ведущие семейства микобиоты — Coriolaceae, Schizophyllaceae, Steccherinaceae (рис. 10).

Ядро микобиоты составляет комплекс специфичных видов. По их доле в микоценозах дубравы уступают лишь соснякам. К этим видам относятся Daedalea quercina, Exidia truncata, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila. Характерно присутствие в микобиоте эндемичного семейства — Fistulinaceae и эндемичных родов Fistulina и Deadalea

Этот комплекс специфичных видов дереворазрушающих грибов с незначительными вариациями встречается в большинстве дубрав северного полушария (Алексеев, 1926; Бондарцев, 1953; Бондарцева, Пармасто, 1986; Ванин, 1931; Иванов, 1985; Любарский, Васильева, 1975; Селочник, 1994; Синадский, 1962; Степанова, 1970; Степанова-Картавенко, 1967; Чигуряева, Рябова, 1988; Чураков, Чаевцев, Чураков, 1994; Чураков, Чаевцев, 1997; Шварцман, 1964; Юпина, 1987; Яковлев, Яковлева, 1994; Bernicchia, 1990; Gilbertson, Ryvarden, 1986, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Ryvarden, Johanson, 1990).

Несмотря на наличие устойчивого комплекса специфичных видов локальные микоценозы дубрав области заметно отличаются по видовому составу (средний показатель видового сходства 0,42), что объясняется той или иной долей участия в этих микоценозах неспецифичных видов


Рис. 10. Систематический спектр микобиоты дубовых лесов Оренбургской области. Семейства: 1 — Coriolaceae; 2 — Steccherinaceae; 3 — Bjerkanderaceae; 4 — Schizophyllaceae; 5 — Phellinaceae; 6 — Peniophoraceae; 7 — Exidiaceae; 8 — Fomitopsidaceae; 9 — Hymenochaetaceae; 10 — одновидовые семейства.

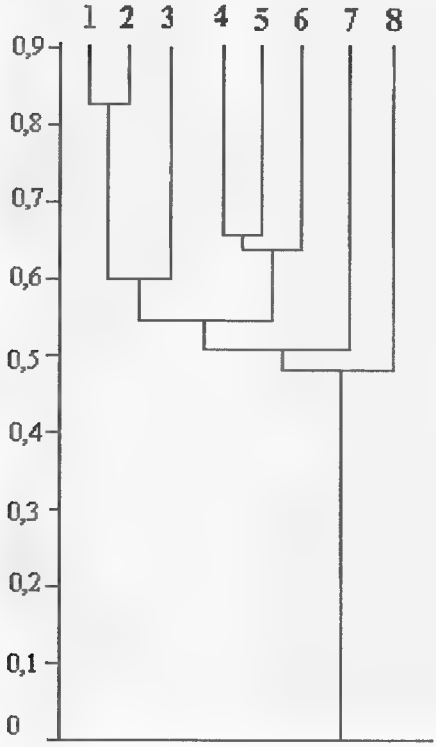



Рис. 11. Сходство видового состава микоценозов дубрав Оренбургской области. 1, 3 — низкогорные дубравы Тюльганского района; 2, 6 — дубравы лесостепной зоны; 4 — пойменные дубравы р. Урал; 5 — низкогорные дубравы Кувандыкского района; 7 — сыртовые дубравы Общего Сырта; 8 — дубравы, примыкающие к Бузулукскому бору (Бузлукский район).

По особенностям видового состава, видовому богатству и таксономическим пропорциям мы объединили изученные микоценозы дубрав в четыре группы (рис. 11).

*К первой группе* мы относим микоценозы дубрав, произрастающих в условиях достаточного увлажнения в пределах лесостепной зоны Оренбургской области: дубравы Бугульминско-Белебеевской возвышенности (Бу-

гурусланский район) и низкогорные дубравы предгорий (Тюльганский район). Эти микоценозы характеризуются высоким видовым разнообразием, в них участвуют все виды грибов-стенотрофов, специализированных на деструкции древесины дуба. Также велика доля не специфичных видов (от 44, 4 до 63,6 %).

По видовому составу к этим микоценозам близки микоценозы сыртовых дубрав, находящихся на севере степной зоны области (Тоцкий, Грачевский, Сорочинский районы), однако их видовое богатство к югу значительно снижается.

*Вторая группа* включает в себя микоценозы низкогорных дубрав южных отрогов Уральских гор (Кувандыкский район), пойменных дубрав р.Урал и некоторых остепненных Предуральских дубрав (Бугурусланский район). Эта группа более разнородна по характеристикам включенных в нее микоценозов. Несмотря на сходство их видового состава, они отличаются по числу представленных видов (от 9 в Предуральских дубравах до 18 в пойменных дубравах). Высокое видовое разнообразие микоценозов пойменных дубрав определяется специфическими условиями увлажнения в данных биотопах и большим возрастом древостоев дуба. Основное отличие этих микоценозов от микоценозов первой группы заключается в представленности неспецифичных видов.

*К третьей группе* относятся микоценозы сыртовых дубрав, расположенных в степной зоне Предуралья (Новосергиевский, Переволоцкий районы). Это наиболее бедные в видовом отношении микоценозы. В них присутствуют не все стенотрофные виды, а только наиболее толерантные по отношению к температурным условиям и недостатку увлажнения (Daedalea quercina, Fomitoporia robusta).

Условно мы выделяем и *четвертую группу*, к которой относим микоценозы дубрав, примыкающих к Бузулукскому бору (Бузулукский район). Генезис этого лесного массива позволяет нам предполагать, что он оказывает большое влияние на состояние биоты прилегающих территорий. В данном случае это проявляется в своеобразии видового состава микоценозов дубрав. Отличие этих микоценозов от прочих заключается в том, что в них участвуют некоторые виды, которые в других районах Оренбургской области не отмечались на древесине дуба (Piptoporus quercinus, Lentinus strigosus, Phellinus igniarius).

Наибольшее количество видов ксилотрофных грибов было встречено в ландышевых и ландышево-снытевых пойменных дубравах (14 видов), а также в разнотравно-снытевых и снытевых

низкогорных дубравах (17 видов). Только в этих микоценозах нами были найдены такие мезофильные виды, как Fistulina hepatica, Hapalopilus rutilans и Laetiporus sulphureus.

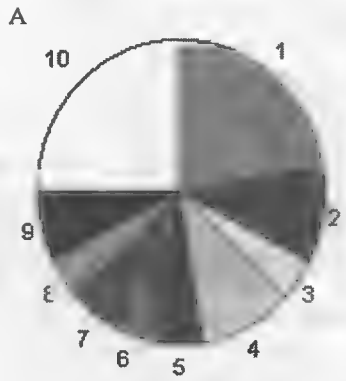
Видовой состав микоценозов крупнопапоротниковых и бересклетовых дубрав несколько беднее (6—8 видов). В этих дубравах количество валежной древесины в большинстве случаев незначительно; в ее разложении участвуют преимущественно эвритрофные виды, широко распространенные в Оренбургской области — Bjerkandera adusta, Irpex lacteus, Schizophyllum commune, Stereum subtomentosum, Trametes versicolor.

Самый низкий показатель видового богатства отмечен в микоценозах остепненных разнотравно-снытевых и дерезовых сыртовых дубрав (4—5 видов), где преобладают виды, обитающие на вегетирующих дубах (в первую очередь — Inocutis dryophila и Fomitoporia robusta). Валежная древесина в этих лесах заселяется Bjerkandera adusta, Oxyporus corticola и Stereum subtomentosum.

Заметную роль в растительном покрове области играют липняки, кленовники и вязовники. На древесины липы в Оренбургской области отмечено 36 видов дереворазрушающих грибов, относящихся к 26 родам и 17 семействам. На древесине вяза — 55 видов, относящихся к 36 родам и 20 семействам. На древесине клена — 49 видов ксилотрофных базидиомицетов, относящихся к 36 родам и 16 семействам. Ведущим семейством всех рассматриваемых микобиот является Coriolaceae (29,2 % видов, обитающих на древесине липы; 25, 9 % отмеченных на древесине вяза; 22,5 % на древесине клена); также значительно участие семейств Schizophyllaceae и Steccherinaceae (рис. 12).

По видовому богатству преобладают биоты грибов кленовников и вязовников; от них несколько отстает биота липняков (36 видов). По таксономическим пропорциям выделяется биота кленовников (1:2,3:3,1). По видовому богатству и таксономическим пропорциям биоты ксилотрофных грибов липняков, вязовников и кленовников достаточно близки к микобиоте дубрав (табл.10). Однако для микобиоты дубрав характерно малое сходство ее видового состава с прочими формационными микобиотами широколиственных лесов (средний показатель коэффициента сходства — 0, 4), обусловленное, в первую очередь, наличием в этой микобиоте специфичных видов.

В микоценозах липняков, вязовников и кленовников не выявлены стенотрофные виды, что определяет малое участие специ-





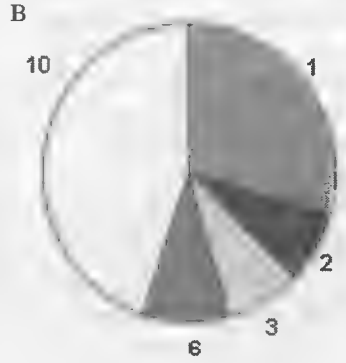



Рис. 12. Систематические спектры микобиот кленовых, вязовых и липовых лесов Оренбургской области.

*Леса:* А— кленовники; Б — вязовники; В — липняки. *Семейства*: 1 — Coriolaceae; 2 — Steccherinaceae; 3 — Bjerkanderaceae; 4 — Schizophyllaceae; 5 — Phellinaceae; 6 — Peniophoraceae; 7 — Polyporaceae; 8 — Rigidoporaceae; 9 — Phaeolaceae; 10 — одновидовые семейства.

Таблица 10

**Таксономические пропорции биот ксилотрофных грибов широколиственных лесов**

| Формационные биоты | Число видов | Насыщенность* | | |
|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 |
| Кленовники | 49 | 1,4 | 3,1 | 2,3 |
| Вязовники | 55 | 1,5 | 2,8 | 1,8 |
| Липняки | 36 | 1,4 | 2,1 | 1,5 |
| Дубравы | 51 | 1,3 | 3,2 | 2,4 |

*1 — видовая насыщенность родов; 2 — видовая насыщенность семейств; 3 — родовая насыщенность семейств

фичных видов в этих микоценозах. В микоценозах липняков и вязовников Оренбургской области нам вообще не удалось выявить таковые. В микоценозах кленовников к числу специфичных видов мы относим Oxyporus populinus и Postia simanii, встречающиеся в области преимущественно на клене. Лишь дважды трутовик тополевый был найден на осинах в лесостепной зоне. Л.Риварден и Р.Гилбертсон (Ryvarden, Gilbertson, 1994) отмечали, что в Европе Oxyporus populinus чаще всего встречается на древесине клена, однако обитает и на ряде других лиственных древесных растений. На Урале этот вид был найден на вегетирующих деревьях, валежной древесине и пнях березы, ильма, липы, ивы, пихты, тополя (Демидова, 1963; Степанова-Картавенко, 1967). Postia simanii в Европе встречается на древесине клена, ольхи, бука, и ряда других родов лиственных древесных растений (Bernicchia, 1990; Julich, 1984; Ryvarden, Gilbertson, 1994). В Оренбургской области этот вид был найден дважды — на валеже клена остролистного в Бугурусланском и Бузулукском районах.

Отметим, что все эти специфичные виды встречены исключительно в лесах лесостепной части области. В степной зоне, где древостои кленовников состоят из клена ясенелистного, они вообще не отмечены.

В микобиоте вязовников присутствуют некоторые виды, которые нельзя считать специфичными для этой формационной микобиоты, однако их численность в микоценозах зачастую значительна. Кроме того, этих видов нет в других формационных микобиотах широколиственных лесов или встречаются в них лишь спорадически. К этим видам относятся Auricularia mesentarica (в Оренбургской области наиболее часто встречается на ва-

леже вяза), Trametes Trogi (наиболее типичные субстраты, наряду с вязом, древесина видов рода Populus), Lenzites warnieri, Phellinus rimosus.

В Европе Lenzites warnieri и Phellinus rimosus отмечены на средиземноморском побережье Франции, Италии, Югославии (Бондарцева, Пармасто, 1986; Bernicchia, 1990; Plank, 1980; Tortic, 1987). Lenzites warnieri встречается в Марокко, Алжире и на Ближнем Востоке (Ryvarden, Gilbertson, 1994), в Германии (Kreisel, 1977; Lizon, 1995). Имеются единичные находки в Удмуртии (Кычанова, 1972; Марков, 1990), Бурятии (Пензина, 1996); на территории бывшего СССР — в Казахстане (Шварцман, 1964). Phellinus rimosus распространен в Африке, Азии и Австралии (Ryvarden, Johansen, 1980), есть данные о его находках в Европе (Ortega, Lorite, 2000; Plank, 1980; Tortic, 1987) и Америке (Ryvarden, Guzman, 1993). В пределах бывшего СССР вид отмечен в буковых лесах Карпат (Сухомлин, Суховата, 1994), в Крыму, Армении, Грузии, Казахстане и Средней Азии (Балтаева, 1993; Бондарцева, Пармасто, 1986; Гулмагарашвили, 1977; Поспелов и др., 1957; Шварцман, 1964). Ни один из названных видов не отмечен в лесах Западно-Сибирской равнины (Мухин, 1993); Н.Т. Степанова-Картавенко (1967) приводит данные о единичных находках Lenzites warnieri и Phellinus rimosus на Урале.

Отсутствие специфичных видов в микоценозах липняков, кленовников и вязовников не является исключительной особенностью биоты ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области. Так, на отсутствие видов ксилотрофных грибов, специфичных для липняков на юге Сибири и на Западно-Сибирской равнине указывали К.Е. Мурашкинский (1940) и В.А. Мухин (1993). Отсутствие специфичных видов в этих формационных микобиотах скорее всего свидетельствуют о том, что это относительно молодые образования, основой которых, возможно, был кверцетальный комплекс, который на территории Оренбургской области был аборигенным.

Сходство видового состава отдельных микоценозов внутри рассматриваемых формационных микобиот невелико. Для микоценозов кленовников оно составляет 0,394, для микоценозов липняков 0,312, для микоценозов вязовников 0,292. Это свидетельствует о больших локальных вариациях видового состава.

Видовой состав рассматриваемых биот ксилотрофных грибов близок к составу некоторых других формационных микобиот: кленовников и осинников, вязовников и тополевников, лип-

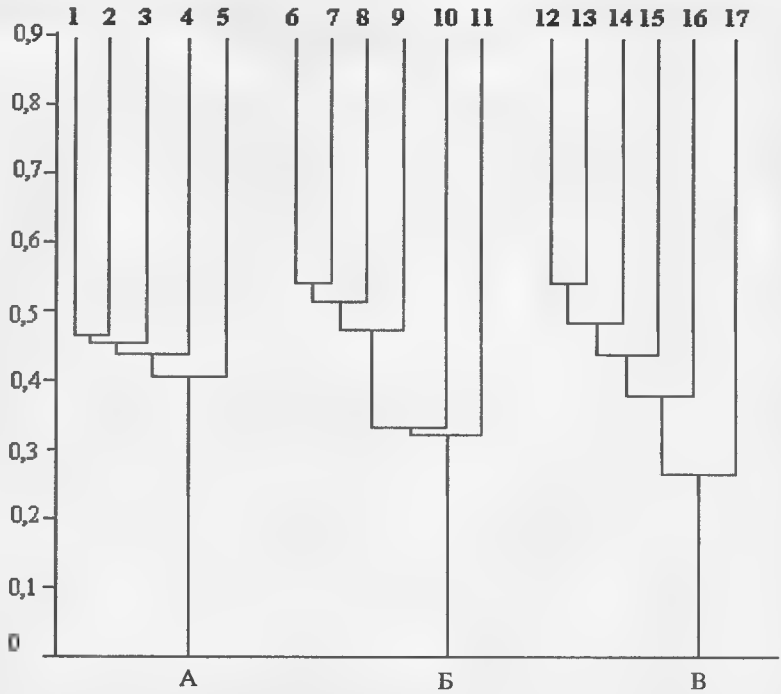



Рис. 13. Сходство видового состава микоценозов кленовых, липовых и вязовых лесов Южного Приуралья.
А — *микоценозы кленовников:* 1 — лесостепная зона (Бугурусланский район); 2 —степная зона (Переволоцкий район); 3 — пойма р.Урал; 4, 5 — низкогорные леса (Тюльганский район)); Б — *микоценозы липняков:* 6 — окрестности Бузулукского бора; 7 — низкогорные леса (Кувандыкский район); 8, 10 — низкогорные леса (Тюльганский район); 9 — лесостепная зона (Матвеевский район); 11 — лесостепная зона (Бугурусланский район); В — *микоценозы вязовников:* 12, 13 — лесостепная зона Бугурусланский район; 14 — низкогорные леса (Тюльганский район); 15 — окрестности Бузулукского бора; 16 — низкогорные леса (Октябрьский район); 17 — пойма р. Урал.

няков и ольшаников. Причина этого — частое совместное произрастание лесов этих формаций; отсутствие в сообществах ксилотрофных грибов липняков, вязовников и кленовников стенотрофных видов; низкая доля специфичных видов (или же их полное отсутствие).

Кластерный анализ сходства микоценозов дереворазрушающих грибов названных типов леса (рис. 13) показывает, что для

каждой из формационных микобиот характерны свои тенденции пространственного варьирования видового состава. Изменение видового состава микоценозов кленовников преимущественно происходит в долготном градиенте (рис. 13А). У микоценозов вязовников (рис. 13В) достаточно хорошо выражено зональное варьирование видового состава — от микоценозов лесостепной зоны к микоценозам степной зоны и пойменным вязовникам. Микоценозы липняков (рис. 13Б) демонстрируют бо́льшую зависимость от конкретных условий местообитаний, чем от географического положения.

Анализ связей отдельных локальных микоценозов кленовников, липняков и вязовников (рис. 14) показал, что низкое своеобразие этих микоценозов как следствие отсутствия в них ядра специфичных видов определяет значительное сходство большинства микоценозов вне зависимости от их принадлежности к той или иной формационной микобиоты. Некоторое исключение составляют микоценозы вязовников, которые объединились в отдельный кластер (рис. 14, 8—10).

Биотам дереворазрушающих грибов широколиственных лесов свойственно изменение характеристик микоценозов по биотопам. Максимальное количество видов ксилотрофных грибов (до 30) было отмечено нами в фиалково-копытеневых и разнотравных кленовниках, липняках и вязовниках южных отрогов Уральских гор. В этих лесах имеется большое количество валежной древесины, что в сочетании с благоприятными условиями увлажнения определяет присутствие в этих микоценозах большого числа видов.

Разнотравные кленовники, липняки и вязовники вследствие выпаса скота зачастую имеют разреженный травяной ярус. В этих нарушенных биотопах видовое богатство микоценозов снижается до 10—15 видов, исчезают виды родов Postia, Oxyporus, Polyporus. Исключением является Polyporus squamosus, чья значимость в микоценозах подобных биотопов обычно резко возрастает вследствие наличия повреждений, получаемых деревьями при выпасе.

Снытевые и ясменниковые липовые, вязовые и кленовые леса характеризуются достаточным увлажнением, однако количество валежной древесины в них невелико, поэтому по значимости в микоценозах этих лесов преобладает Fomes fomentarius, обитающий на вегетирующих древесных растениях. Разложение незначительного количества детрита осуществляется широко рас-

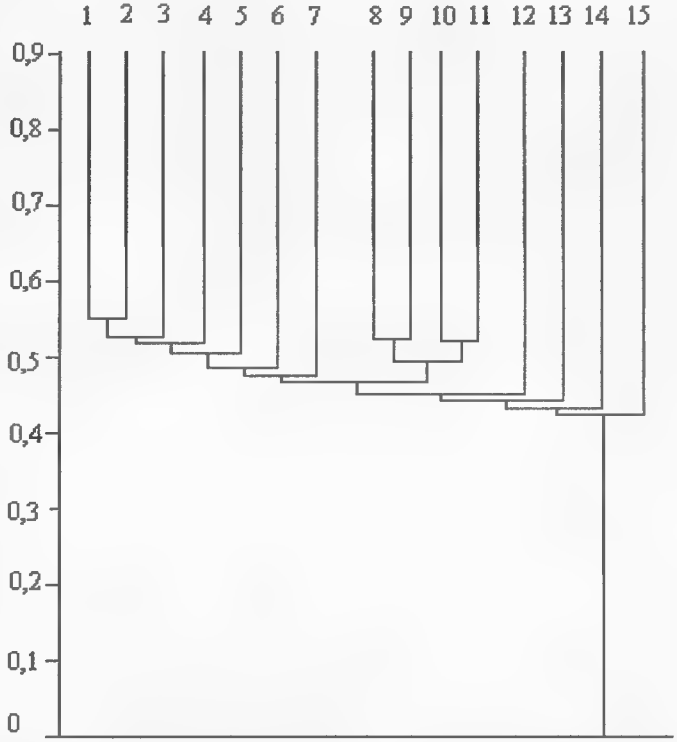



Рис. 14. Связи видового состава микоценозов кленовников, липняков, вязовников.
*Микоценозы: кленовников* — 1, 4, 7, 11; вязовников — 6, 8, 9, 10, 13, 15; липняков — 2, 3, 5, 12, 14.

пространенными в области видами — Datronia stereoides, Schizophyllum commune, Stereum subtomentosum. Общее число видов в этих микоценозах 6—8.

Наличие определенного сходства сообществ ксилотрофных базидиомицетов липняков, кленовников и вязовников Оренбургской области и практически полное отсутствие в них специфичных видов мы считаем основанием для объединения этих сообществ в одну формационную микобиоту — широколиственных вязово-кленово-липовых лесов. Это в определенной мере отражает и специфику лесной растительности Южного Урала, где

клен, вяз и липа чаще всего не образуют чистые древостои, а формируют полидоминантные вязово-кленово-липовые леса.

Таким образом, в микобиоте ксилотрофных базидиомицетов широколиственных лесов мы выделяем две формационные микобиоты: микобиоту вязово-кленово-липовых лесов, характеризующуюся малой специфичностью и значительным варьированием видового состава в пределах области, что, возможно, связано с ее аллохтонностью, и микобиоту дубрав, высокие показатели формационного эндемизма и относительное постоянство видового состава которой позволяет нам говорить о наличии "кверцетального" микокомплекса, который может считаться наиболее специфичным из числа существующих на территории Оренбургской области формационных биот ксилотрофных базидиомицетов лиственных формаций.

**Биота ксилотрофных грибов мелколиственных лесов**

Мелколиственные леса занимают большие площади в разных районах Оренбургской области — как в лесостепной, так и в степной зоне, где они преимущественно приурочены к постоянным или временным водотокам.

Микобиота ксилотрофных базидиомицетов березово-осиновых лесов насчитывает 73 вида (48 родов, 25 семейств). Непосредственно на древесине березы отмечено 54 вида, относящихся к 39 родам и 19 семействам. На древесине осины встречено 52 вида, относящихся к 33 родам и 18 семействам.

Большая часть видов микобиоты березняков и осинников относятся к семейству Coriolaceae (27,5 % видов микобиоты березняков и 25 % видового состава микобиоты осинников) и Steccherinaceae (12,5 % видов микобиоты березняков, 9,1 % видов микобиоты осинников); также значительно участие в микобиотах одновидовых семейств (рис.15). Характерной особенностью видовой структуры микобиоты осинников является наличие видов семейства Phellinaceae (6,8 % видового состава), отсутствующих в микобиоте березняков. Наиболее многочисленными родами являются Trametes (8 видов), Polyporus (4 вида), Pleurotus (3 вида).

По видовому составу биота дереворазрушающих грибов березово-осиновых лесов Оренбургской области близка к подобным микобиотам Среднего и Южного Урала (Степанова-Картавенко, 1967). При этом сходство видового состава микобиот березняков области и соседних регионов испытывает незначительные колебания в широтном градиенте (от 52 % сходства с мико-

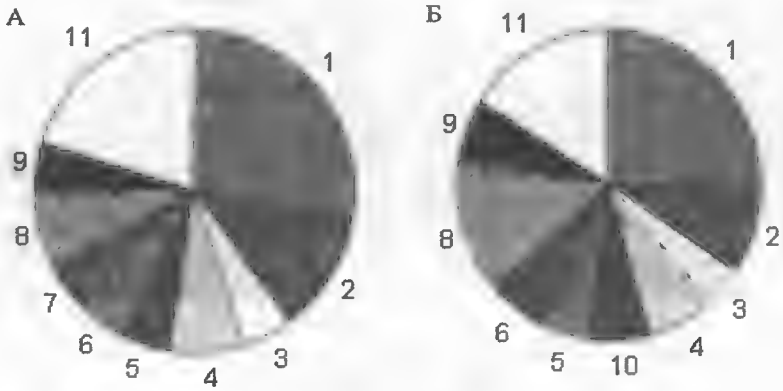



Рис. 15. Систематический спектр биот ксилотрофных грибов мелколиственных лесов Южного Приуралья.
*Микобиота лесов:* А — березовых; Б — осиновых.
*Семейства:* 1 — Coriolaceae; 2 — Steccherinaceae; 3 — Bjerkanderaceae; 4 — Schizophyllaceae; 5 — Peniophoraceae; 6 — Fomitopsidaceae; 7 — Inonotaceae; 8 — Polyporaceae; 9 — Rigidoporaceae; 10 — Phellinaceae; 11 — одно-, двухвидовые семейства

биотой березняков Среднего и Южного Урала до 50 % в Кустанайской области Казахстана (Шварцман, 1964), в то время как в микобиотах осинников эти показатели варьируют сильнее — от 45 % до 27 % в тех же регионах.

По таксономической структуре микобиоты березняков и осинников Оренбургской области достаточно близки. Сравнение этих показателей в соседних регионах показывает, что тенденция изменения пропорций микобиот мелколиственных лесов в широтном градиенте различается (табл. 11).

В микобиоте березняков Оренбургской области снижены показатели видовой и родовой насыщенности семейств в сравнении не только с микобиотой березняков Среднего и Южного Урала, но и с микобиотой березняков Кустанайской области Казахстана. В изменении таксономической структуры микобиот осинников в широтном градиенте в Оренбургской области в сравнении с соседними регионами заметно относительное увеличение видовой и родовой насыщенности семейств.

Мы предполагаем, что тенденция, отмеченная для таксономической структуры микобиоты березняков, возможно, связана с тем, что произрастание березняков в отличие от осинников ме-

Таблица 11

**Таксономическая структура микобиот березово-осиновых лесов Южного Приуралья и соседних регионов по материалам Н.Т. Степановой-Картавенко (1967); С.Р. Шварцмана (1964)**

| Регион | Формационные микобиоты* | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Березняков | | | | Осинников | | | |
| | Число видов | В/Р | В/С | Р/С | Число видов | В/Р | В/С | Р/С |
| Средний и Южный Урал | 53 | 1,4 | 3,1 | 2,2 | 31 | 1,4 | 2,1 | 1,5 |
| Оренбургская область | 54 | 1,4 | 2,8 | 2,1 | 52 | 1,6 | 2,9 | 1,8 |
| Кустанайская область | 36 | 1,3 | 2,6 | 1,9 | 16 | 1,2 | 1,6 | 1,3 |

*В/Р — видовая насыщенность родов; В/С — видовая насыщенность семейств; Р/С — родовая насыщенность семейств

нее сопряжено с наличием постоянных водотоков, и потому их биом находится в большей зависимости от условий произрастания, в первую очередь — от климатических условий. Другими словами, в микоценозах осинников, которые зачастую приурочены к более увлажненным биотопам, гораздо хуже выражено варьирование характеристик (в частности таксономических пропорций) в широтном градиенте.

В микобиотах березняков и осинников отмечены некоторые биотопические вариации. Наибольшее количество видов (16—20) отмечено в микоценозах ксилотрофных базидиомицетов разнотравных березняков и осинников. При этом видовое богатство микоценозов в определенной степени зависит от уровня остепнения и антропогенного воздействия на биоценоз. В сильно остепненных или нарушенных биоценозах есть большое количество пней и веточного отпада различной величины, т. е. имеется значительный трофический ресурс для ксилотрофных грибов-сапротрофов. Однако разреженность травяного покрова (проективное покрытие от 10 до 30 %) и древостоев (полнота 0, 2—0, 4) определяет быстрое испарение влаги, что препятствует развитию мезофильных видов.

По этой причине данные микоценозы характеризуются незначительным видовым богатством (7—10 видов).

Разнотравные березово-осиновые леса северной и центральной части Оренбургской области имеют хорошо развитый травяной покров. Только в этих лесах присутствуют такие виды, как

Abortiporus biennis, Hapalopilus rutilans, Spongipellis spumeus, Trichaptum pargamenum, виды родов Pleurotus, Polyporus. Наиболее часто в этих лесах, наряду с Fomes fomentarius, встречаются Phellinus tremulae и Piptoporus betulinus.

Видовое богатство микоценозов снытевых березово-осиновых лесов и крупнопапоротниковых березняков, произрастающих в лесостепной части области, несколько ниже, чем в других березово-осиновых лесах (12—17 видов). В этих микоценозах чаще всего встречаются широко распространенные в области виды — Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Fomes fomentarius, Ganoderma lipsiense, Stereum subtomentosum, Trametes gibbosa, Trametes ochracea.

Большая часть видов микобиоты березово-осиновых лесов — эвритрофы, лишь незначительное число видов — стенотрофы (табл. 12). От общего числа специфичных видов стенотрофы составляют 42,9 % в березняках и 20 % в осинниках; прочие эндемики — эвритрофы первого порядка. По этой причине для микобиот березняков и осинников характерен значительный уровень формационного эндемизма (17,5 % для березняков, 22,7 % для осинников). К специфичным видам березняков относятся Inonotus obliquus, Lenzites betulina, Panellus stipticus, Piptoporus betulinus, Polyporus ciliatus, Steccherinum murashkinskyii, Trametes zonatella. Специфичными видами микобиоты осинников являются Antrodia macra, Inocutis rheades, Lentinus cyathiformis, Postia tephroleuca, Phellinus tremulae, Pleurotus calyptratus, Piptoporus pseudobetulinus, Punctularia strigoso-zonata, Spongipellis spumeus, Trametes ljubarskyi. Также следует отметить присутствие в микобиоте березово-осиновых лесов ряда специфичных родов — Piptoporus, Punctularia, Spongipellis. Лишь некоторые из вышеперечисленных видов являются эустенотрофами: Phellinus tremulae, Piptoporus betulinus, Piptoporus pseudobetulinus, Steccherinum murashkinskyi.

Ряд видов — региональные стенотрофы. Они предпочитают заселять древесину березы или осины в Оренбургской области, а в других частях ареала встречаются также на древесных растениях других родов. Antrodia macra отмечена в Европе на древесине осины и ивы (Ryvarden, Gilbertson, 1994); Inocutis rheades — на осине, других видах рода Populus, реже на дубах, иве и прочих лиственных (Бондарцева, Пармасто, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1994); Lenzites betulina чаще всего встречается на древесине березы, но отмечен и на иве, клене, вязе, липе, дубе, ольхе и осине

Таблица 12

**Участие видов с различной субстратной специализацией в биоте дереворазрушающих грибов мелколиственных лесов Южного Приуралья***

| Субстратная специализация | Березняки | | Осинники | |
|---|---|---|---|---|
| | видов | экз. | видов | экз. |
| Эвритрофы второго порядка | 20/50 | 19/63,5 | 18/40,9 | 211/50, 4 |
| Эвритрофы первого порядка | 17/42,5 | 99/28,7 | 23/52,3 | 153/36,5 |
| Стенотрофы | 3/7,5 | 27/7,8 | 3/6,8 | 55/13,1 |

**Числитель* — абсолютная, *знаменатель* — относительная численность

Таблица 13

**Участие специфичных видов в микоценозах мелколиственных лесов***

| Район исследований | Доля специфичных видов | |
|---|---|---|
| | Березняки | Осинники |
| *Лесостепная зона* | | |
| Бузулукский | 3/10,7 | 4/16 |
| Тюльганский | 2/11,8 | 3/25 |
| Кувандыкский | 3/23,3 | 3/27,3 |
| Кваркенский (Зауральская лесостепь) | 2/15,4 | 0 |
| *Степная зона* | | |
| Сорочинский (леса Общего Сырта) | 1/11,1 | 4/30,8 |
| Соль-Илецкий | — | 1/16,7 |
| Адамовский | 1/20 | 1/20 |
| Акбулакский | 0 | 2/12,5 |
| Общая численность специфичных видов | 7/17,5 | 10/22,7 |

**Числитель* — абсолютная, *знаменатель* — относительная численность

(Бондарцев, 1953; Степанова-Картавенко, 1967; Ryvarden, Gilbertson, 1994). Значительное число видов, относимых нами к специфичным для мелколиственных лесов, на большей части своих ареалов являются эвритрофами. Приуроченность упомянутых ксилотрофных базидиомицетов к древесине осины или березы является региональной особенностью адаптации этих видов к условиям среды, или же отражает неполноту выявленного нами трофического спектра этих грибов. Доля специфичных видов в отдельных микоценозах возрастает от березняков и осин-

ников лесостепной зоны к разреженным березово-осиновым колкам степной зоны (табл. 13).

Средние показатели сходства видового состава микоценозов осинников — 0,39; березняков — 0,46 ($p \leq 0,05$). При этом дисперсии выборок существенно не отличаются (0,011). Медиана сходства микоценозов березняков несколько превышает таковую в микоценозах осинников (0,45 и 0,4 соответственно). Однако отдельные показатели сходства видового состава микоценозов мелколиственных лесов достаточно высоки. В частности, сходство видового состава сообществ ксилотрофных грибов березняков Оренбургского Зауралья (Кваркенский район) и южных отрогов Уральских гор (Тюльганский район) составляет 73 %. Сходство микоценозов осинников Общего Сырта (Сорочинский район) и южных отрогов Уральских гор (Кувандыкский район) — 70 %. Поскольку эти пары микоценозов географически значительно удалены друг от друга (осинники на расстояние около 370 км, березняки — на 300 км), сходство подтверждает единство видового состава микоценозов и целостность региональных формационных биот березняков и осинников.

Исходя из особенностей видового состава и видового богатства, а также таксономических пропорций мы объединяем изученные микоценозы березняков в четыре группы (рис. 16).

В *первую группу* входят микоценозы, расположенные на границе лесостепной и степной зон в пределах Оренбургского Приуралья. Для этих микоценозов характерно достаточно высокое видовое богатство (в среднем — 15 видов); достаточно высокая доля участия видов, специфичных для биоты ксилотрофных грибов березняков (Hapalopilus rutilans, Piptoporus betulinus, Trichaptum pargamenum). Характерными, эдификаторными видами этой группы микоценозов являются Hapalopilus rutilans, Lenzites betulina, Trichaptum pargamenum. Под понятием "комплекс характерных видов", мы подразумеваем определенный набор стенотрофных видов, типичных для данной лесной формации, который является "лицом" той или иной группы микоценозов.

*Вторую группу* составляют микоценозы березняков предгорий Урала. Их отличает меньшее видовое богатство, малая доля стенотрофных видов. Для данных сообществ характерным является присутствие Piptoporus betulinus.

В *третьей группе* объединены микоценозы Верхнедемско-Салмышского сыртового района. По количеству видов они не-

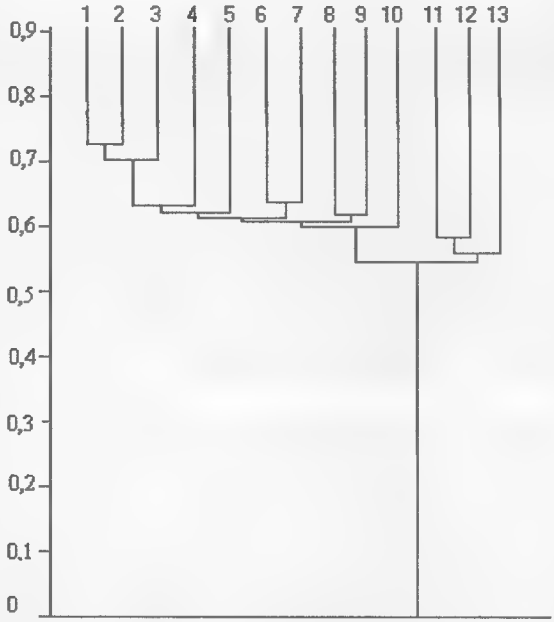



Рис. 16. Сходство видового состава микоценозов березняков.
*Микоценозы:* 1, 4, 6 — южных отрогов Уральских гор (Тюльганский, Гайский, Кувандыкский районы); 2 — Зауралья (Кваркенский район); 3 — Общего Сырта (Переволоцкий район); 5 — Заволжья (Бугульминско-Белебеевская возвышенность); 7 — Предуральского краевого прогиба (Октябрьский район); 8, 9 — Предуралье (Абдулинский, Шарлыкский районы); 10 — Бузулукского бора; 11, 12, 13 — степной зоны (Новосергеевский, Акбулакский, Саракташский районы).

сколько превышают микоценозы второй группы, но уступают первой. Комплекс характерных видов для этой группы составляют Hapalopilus rutilans, Piptoporus betulinus и Polyporus varius var. elegans.

В *четвертую группу* мы объединяем микоценозы березняков степной зоны области. Типичными для микоценозов этой группы является очень низкое видовое разнообразие (7—8 видов), а также полное отсутствие стенотрофных видов. Исключением является микоценоз березняка, изученный нами в Новосергеевском районе у с. Старая Белогорка. В нем были отмечены некоторые стенотрофные виды, в частности Trichaptum pargamenum.

Отдельно следует отметить микоценозы березняков Бузулукского бора, которые хотя и тяготеют к микоценозам березняков лесостепи, однако заметно отличаются от них по видовому составу. Некоторые виды, отмеченные в бору, не были обнаружены нами в березняках других районов области: Abortiporus biennis, Hyphodontia flavipora, Steccherinum murashkinskyi. Особое внимание обратим на факт обнаружения в Бузулукском бору гриба Inocutis rheades на сухостойной березе. В Южном Приуралье этот вид характерен только для осинников, а в других регионах страны и мира он встречается на ряде других родов лиственных древесных растений. Причина "обособленности" данных микоценозов, по-видимому, объясняется азональным характером флористического комплекса Бузулукского бора и генезисом его микобиоты.

Таким образом, выделенные кластеры образуют определенную серию, внутри которой происходит вполне закономерная смена характеристик микоценозов березняков в широтном градиенте.

Кластерный анализ сходства видового состава микоценозов осинников области позволил выделить четыре группы (рис. 17).

В *первую группу* входят микоценозы осинников южных отрогов Уральских гор (Тюльганский район), а также Бугульминско-Белебеевской возвышенности. Им свойственно относительно низкое видовое богатство (в среднем — 7 видов); малое количество видов, специфичных для древесины осины в области. Характерно присутствие в микоценозах таких видов, как Phellinus tremulae и Trametes Trogii.

*Вторую группу* составляют объекты, достаточно удаленные друг от друга в географическом отношении: микоценозы осинников Общего Сырта (Сорочинский район), степной зоны (Акбулакский район), южных отрогов Уральских гор (Кувандыкский район). Кроме того, к этой группе тяготеют и микоценозы осинников Заволжья (Бугурусланский район). Видовое богатство данных микоценозов вдвое превосходит таковое у микоценозов первой группы (14 видов). Доля участия стенотрофных видов в микоценозах относительно высока (33—45 %). Комплекс видов, типичный для микоценозов этого кластера, включает Inocutis rheades, Phellinus tremulae, Pleurotus calyptratus, Trametes Trogii.

*Третья группа* включает микоценозы осинников Верхнедемско-Салмышского сыртового района и Бузулукского бора К

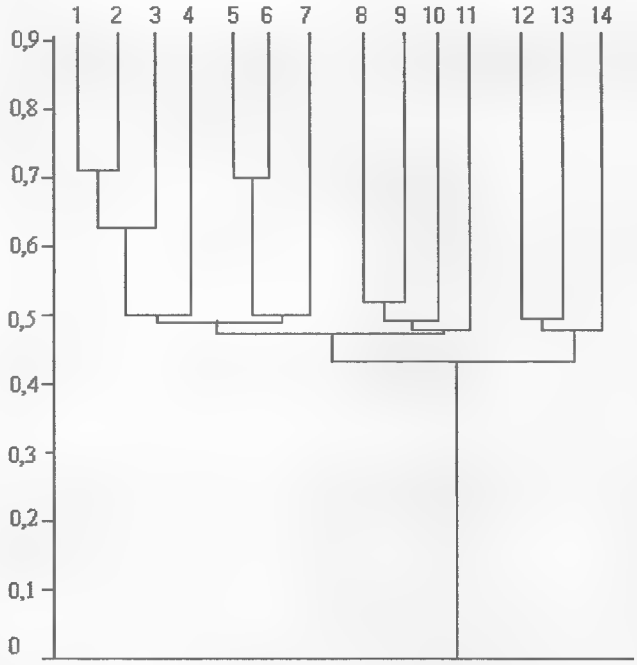



Рис. 17. Сходство видового состава микоценозов осинников.
*Микоценозы:* 1, 3 — южных отрогов Уральских гор (Тюльганский район); 2, 4, 11 — Заволжья (Бугульминско-Белебеевская возвышенность); 5 — южных отрогов Уральских гор (Гайкий район); 6 — Общего Сырта (Сорочинский район); 7, 14 — степной зоны (Акбулакский, Новосергеевский районы); 8 — Бузулукского бора; 9, 10 — Верхнедемско-Салмышского сыртового района; 12, 13 — окрестностей г.Оренбурга.

этой группе также примыкают осинники Общего Сырта (Новосергеевский района). Видовое богатство отдельных микоценозов внутри кластера сильно варьирует: от 8 (осинники на левобережье р. Ялонга (Шарлыкский район)) до 25 видов (Бузулукский бор). Количество стенотрофных видов в микоценозах достаточно велико — от 36 до 50 % видов. В комплекс типичных видов входят Abortiporus biennis, Ganoderma lipsiense, Inocutis rheades, Phellinus tremulae, Pleurotus calyptratus

В *четвертой группе* представлены микоценозы осинников расположенных вблизи г. Оренбурга (пойма р. Урал, окрестности газоперерабатывающего завода). Их отличает малое количе-

Таблица 14

**Широтное варьирование интегрированности биот мелколиственных лесов. По материалам В.А. Мухина (1993), Н.Т. Степановой-Картавенко (1967), С.Р. Шварцмана (1964)**

| Регион | Количество видов | | Коэффициент сходства видового состава |
|---|---|---|---|
| | Береза | Осина | |
| Западно-Сибирская равнина | 169 | 145 | 0,66 |
| Средний и Южный Урал | 53 | 31 | 0,59 |
| Оренбургская область | 40 | 44 | 0,47 |
| Кустанайская область | 36 | 16 | 0,31 |

ство видов (5—7), малая представленность стенотрофных видов. Общим, типичным видом для этих микоценозов является Pleurtous ostreatus.

Результаты кластерного анализа показывают, что так же, как и микоценозы березняков, группы микоценозов осинников закономерно сменяют друг друга в широтном градиенте. Однако у микоценозов березняков и осинников условные "границы", на которых происходят смены видовых комплексов ксилотрофных грибов, несколько отличаются.

Высокий показатель сходства видового состава биот дереворазрушающих грибов березняков и осинников, по мнению В.А. Мухина (1993), обусловлен длительным сосуществованием данных лесных формаций. Эта тенденция к интегрированности подвержена зональным вариациям. К северу и югу от южной тайги В.А. Мухиным (1993) было отмечено максимальное сходство видового состава этих формационных биот (60 %). Это показывают и наши данные (табл. 14)

Некоторая близость видового состава формационных биот определяется как присутствием в них значительного числа широкораспространенных, малоспециализированных видов, так и наличием некоторых видов, которые в Южном Приуралье встречаются как на древесине березы, так и осины, однако не отмечены на других древесных растениях. К этим видам относятся Polyporus arcularius, Trichaptum pargamenum, а также Inocutis rheades, который был однократно обнаружен на березе.

Изменение степени интегрированности микоценозов березняков и осинников хорошо выражено и в пределах самой Оренбургской области (рис.18). При этом особенно хорошо выражена корреляция между видовым богатством микоценозов осинни-

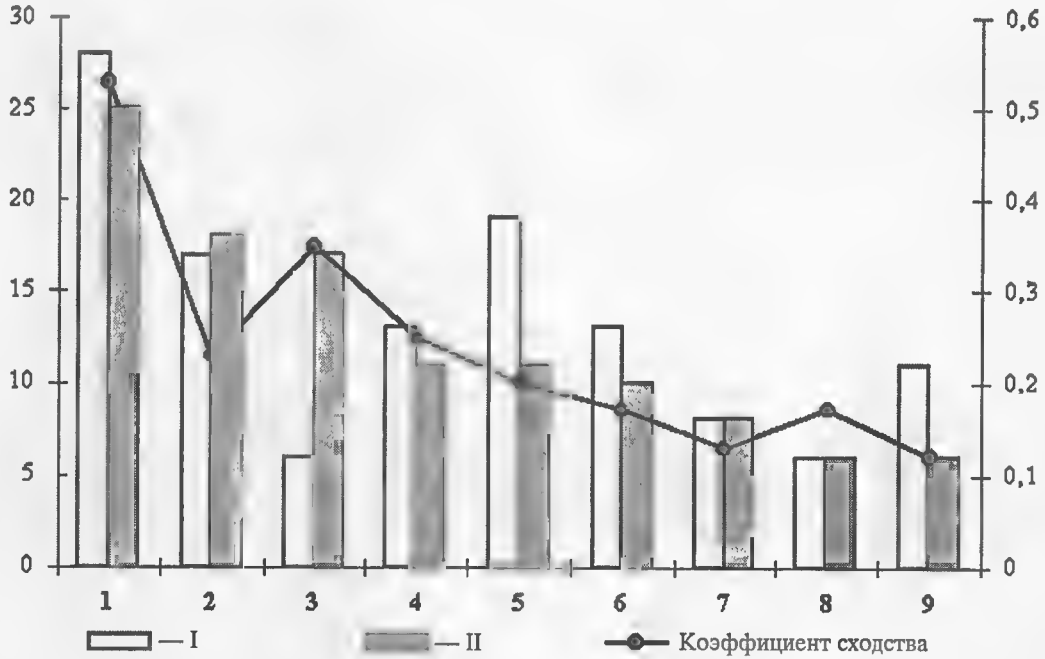



Рис. 18. Видовое богатство и интегрированность микоценозов березняков и осинников Южного Приуралья.

*Число видов в микоценозах:* I — березняков; II — осинников; *микоценозы:* лесостепной зоны: 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9; степной зоны: 3, 7.

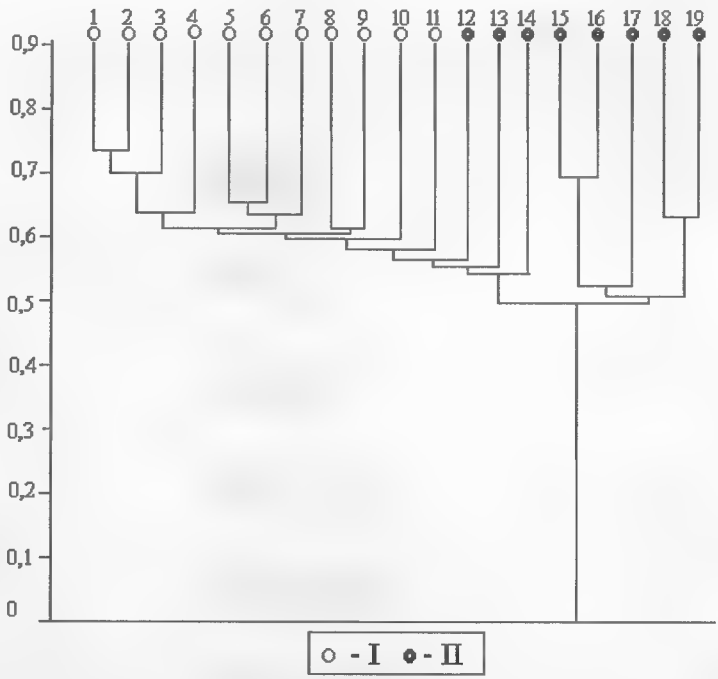



Рис. 19. Сходство видового состава микоценозов мелколиственных лесов Оренбургской области.

I — *микоценозы березняков:* 1, 2, 3, 4 —центральной и восточной частей области; 5, 6, 7 — южной части области; 8, 9, 10, 11 — северо-западной части области; II — *микоценозы осинников:* 12 — южных районов области; 13, 14 — северной части области; 15, 16, 17 — на границе лесостепной и степной зон (Общий Сырт, Зауральская лесостепь); 18, 19 — лесостепной зоны области (Тюльганский район).

ков и сходством видового состава микоценозов березняков и осинников.

Максимальная интегрированность видового состава характерна для микоценозов березово-осиновых лесов лесостепной зоны. Существенное снижение видового богатства и сходства видового состава наблюдается в микоценозах березово-осиновых лесов южных отрогов Уральских гор. Микоценозы остепненных лесов обладают относительно высоким видовым разнообразием, но пониженными показателями коэффициента видового сходства.

В.А. Мухин (1993) отмечал, что в Западной Сибири вхождение березы и осины в состав разнообразных лесных формаций не приводит к деградации их биоты ксилотрофных базидиомицетов, а сопровождается проявлением тенденции к росту таксономического разнообразия. В Южном Приуралье обеднения состава микобиоты березово-осиновых лесов также не происходит.

Кластерный анализ сходства видового состава микоценозов мелколиственных лесов области (рис.19) показал, что несмотря на значительные показатели сходства видового состава микоценозов березняков и осинников, они, тем не менее, заметно отличаются друг от друга.

Таким образом, биота дереворазрушающих грибов мелколиственных лесов Оренбургской области отличается от других формационных биот максимальным видовым богатством, высоким сходством характеристик слагающих ее формационных биот березняков и осинников. При этом общие тенденции изменения видовой структуры в данной микобиоте такие же, как и у большинства других формационных биот.

### Биота ксилотрофных грибов пойменных лесов Южного Приуралья

Пойменные леса занимают значительную территорию и произрастают во всех районах Оренбургской области. В качестве пойменных формаций мы рассматриваем тополевники, черноольшаники и ивняки.

Формационные биоты ксилотрофных базидиомицетов пойменных лесов области имеют значительные отличия в таксономической структуре (табл. 15). По числу видов и семейств микобиоты тополевников и ольшаников превышают микобиоту ивняков, которая, тем не менее, отличается высоким показателем средней видовой насыщенности семейств (1, 8).

Ведущим семейством всех рассматриваемых формационных микобиот является Coriolaceae (17,2 % видов микобиоты ольшаников, 20,7 % видов микобиоты тополевников, 30 % видов микобиоты ивняков). По участию прочих семейств микобиоты отличаются. В биоте ксилотрофных грибов тополевников значительное участие принимают виды семейства Polyporaceae, в микобиоте ивняков вторым по значимости семейством является Peniophoraceae. В микобиоте ольшаников наиболее значимой является группа одновидовых семейств (41,4 %).

Таблица 15

**Видовой состав микобиот пойменных лесов Южного Приуралья**

| Формационные биоты | Количество видов | Насыщенность* | | |
|---|---|---|---|---|
| | | В/Р | В/С | Р/С |
| Тополевники | 29 | 1,5 | 1,7 | 1,2 |
| Ивняки | 20 | 1,3 | 1,8 | 1,4 |
| Ольшаники | 29 | 1,2 | 1,5 | 1,3 |

*В/Р — видовая насыщенность родов; В/С — видовая насыщенность семейств; Р/С — родовая насыщенность семейств

Таблица 16

**Представленность видов с различной субстратной специализацией в биотах ксилотрофных грибов пойменных лесов**

| Субстратная специализация | Количество видов* | | |
|---|---|---|---|
| | Тополевники | Ивняки | Ольшаники |
| Эвритрофы второго порядка | 12/41,4 | 12/60 | 16/55,2 |
| Эвритрофы первого порядка | 17/58,6 | 8/40 | 12/41,4 |
| Стенотрофы | 0 | 0 | 1/3,4 |

**Числитель* — шт., *знаменатель* — %

По субстратной специализации в биоте ксилотрофных базидиомицетов ивняков и тополевников незначительно преобладают виды — эвритрофы первого порядка, для микобиоты ольшаников характерна большая доля эвритрофов второго порядка (табл.16). Также для ольшаников характерно наличие специфичных видов — Inonotus radiatus, Phellinus alni, Polyporus brumalis.

В микоценозах ксилотрофных грибов пойменных лесов отмечены локальные вариации видового состава. Однако если видовой состав микоценозов ольшаников и ивняков относительно постоянен, о чем говорят высокие показатели коэффициента сходства (0,42 в обоих случаях), то видовой состав микоценозов тополевников в разных районах области существенно меняется (коэффициент сходства видового состава — 0,09).

Кластерный анализ коэффициентов сходства видового состава микоценозов ольшаников (рис. 20) показал наличие кластера, в который входят микоценозы лесостепной зоны (Бузулукский и Кувандыкский районы). Однако по видовому богатству (7—13 видов), таксономическим пропорциям (1:1,1:1,2) и учас-

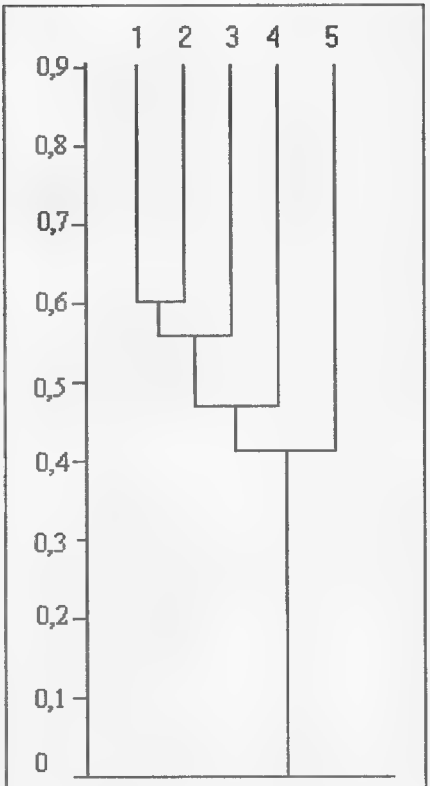



Рис. 20. Сходство видового состава микоценозов черноольшаников. *Микоценозы черноольшаников:* 1, 2, 3 — лесостепной зоны; 4, 5 — степной зоны

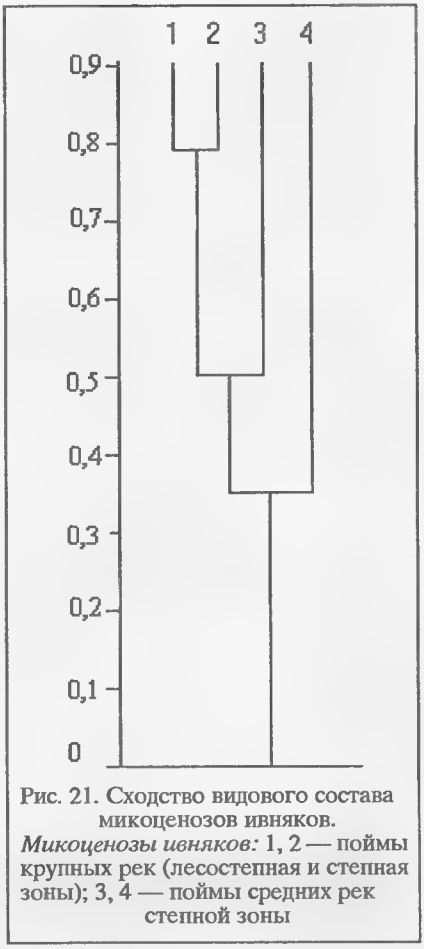



Рис. 21. Сходство видового состава микоценозов ивняков. *Микоценозы ивняков:* 1, 2 — поймы крупных рек (лесостепная и степная зоны); 3, 4 — поймы средних рек степной зоны

тию специфичных видов микоценозы ольховых лесов Оренбургской области практически не отличаются.

Отсутствие значительных локальных вариаций характеристик микоценозов связано с относительно стабильными, однообразными условиями пойменных биотопов, в которых отмечены эти микоценозы.

Видовой состав микоценозов ольшаников испытывает некоторые биотопические вариации. Нами были изучены микоценозы черноольшаников ежевичных, лабазниково-папоротниковых

и тростниковых. Сравнение этих микоценозов показало, что наибольшим постоянством видового состава отличаются микоценозы ежевичных черноольшаников, изученных в лесостепной части области. В их составе отмечены Fomes fomentarius, Inonotus radiatus, Phellinus alni, значимость которых в микоценозах этих лесов ниже, чем в других типах черноольшаников; велика доля сапротрофных видов — Bjerkandera adusta, Stereum subtomentosum, Trametes hirsuta, Trametes pubescens. У микоценозов крапивных и лабазниково-папоротниковых черноольшаников видовое богатство ниже.

Микоценозы с самыми низкими показателями видового богатства приурочены к тростниковым черноольшаникам, в которых чаще всего встречаются такие эвритрофные виды, как Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Irpex lacteus, Stereum subtomentosum. Специфичные виды встречаются в этих микоценозах очень редко.

Биота дереворазрушающих грибов ивняков — самая малочисленная в Оренбургской области несмотря на широкое распространение этих лесов в области. Исходя из характеристик локальных микоценозов ивняков и результатов кластерного анализа сходства видового состава (рис. 21) мы объединили эти микоценозы в две группы. К первой относятся микоценозы ивняков малых рек области, находящихся в степной зоне (поймы рек Илек и Ток). Их характеризует малое видовое богатство (4—5 видов), большое сходство видового состава между собой (0, 8).

Причиной указанного сходства является одинаковый уровень развития пойм и существование этих микоценозов в условиях степной зоны.

Вторая группа объединяет микоценозы ивняков более крупных рек — Боровки (Бузулукский район) и реки Урал (Оренбургский район). Эти микоценозы существенно отличаются друг от друга по видовому составу, возможно, потому, что первый из них находится в лесостепной зоне, а второй существует в условиях хорошо развитой пойменной растительности реки Урал. От микоценозов первой группы их отличает большее видовое богатство (8—11 видов), присутствие в микоценозах таких видов, как Fomes fomentarius, Daedaleopsis confragosa, Datronia stereoides.

Общими видами для всех микоценозов ивняков области являются Laetiporus sulphureus, Phellinus igniarius, Trametes trogii.

Микоценозы тополевников нам не представляется возможным объединить в какие-либо группы по причине крайне низко-

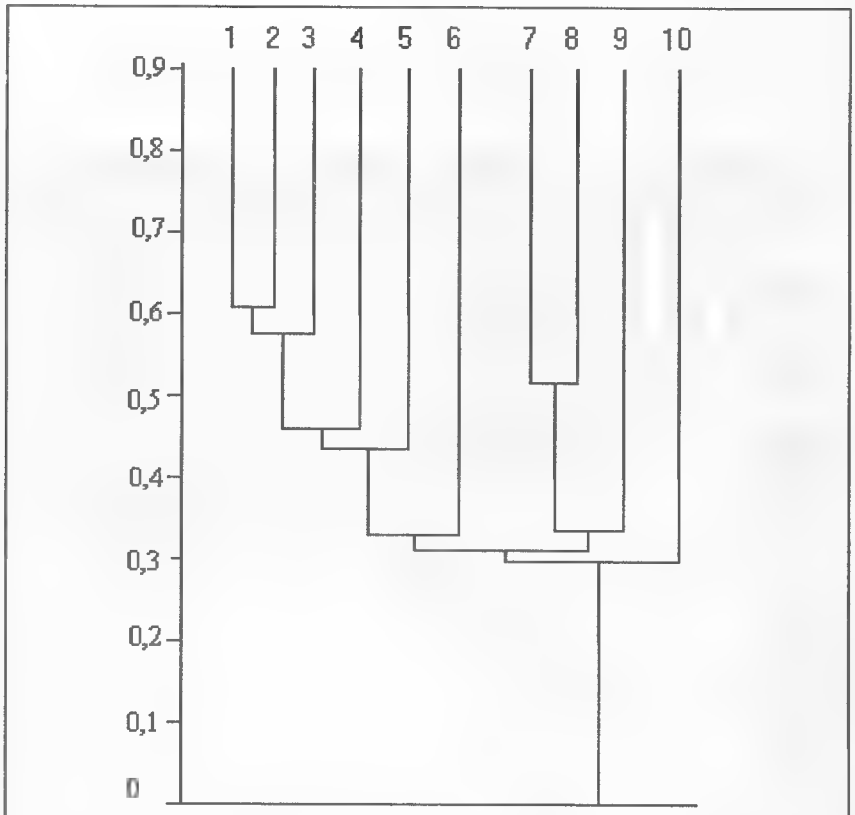



Рис. 22. Сходство видового состава микоценозов пойменных лесов.
*Микоценозы:* 1, 2, 3, 4, 5 ольшаников; 7, 8, 9 ивняков; 6, 10 тополевников.

го сходства их видового состава (максимальный коэффициент сходства — 0,1) и малых площадей изученных тополевников. Однако нами отмечены некоторые локальные биотопические вариации видового состава. Максимальное видовое богатство характерно для микоценозов разнотравных старовозрастных осокорников, в которых доминирует Fomes fomentarius при участии видов, представляющих рода Pholiota и Polyporus. Минимальное число видов было отмечено нами в микоценозах белотополевников. В них отсутствуют виды, обитающие на вегетирующих древесных растениях, а в деструкции валежной древесины участву-

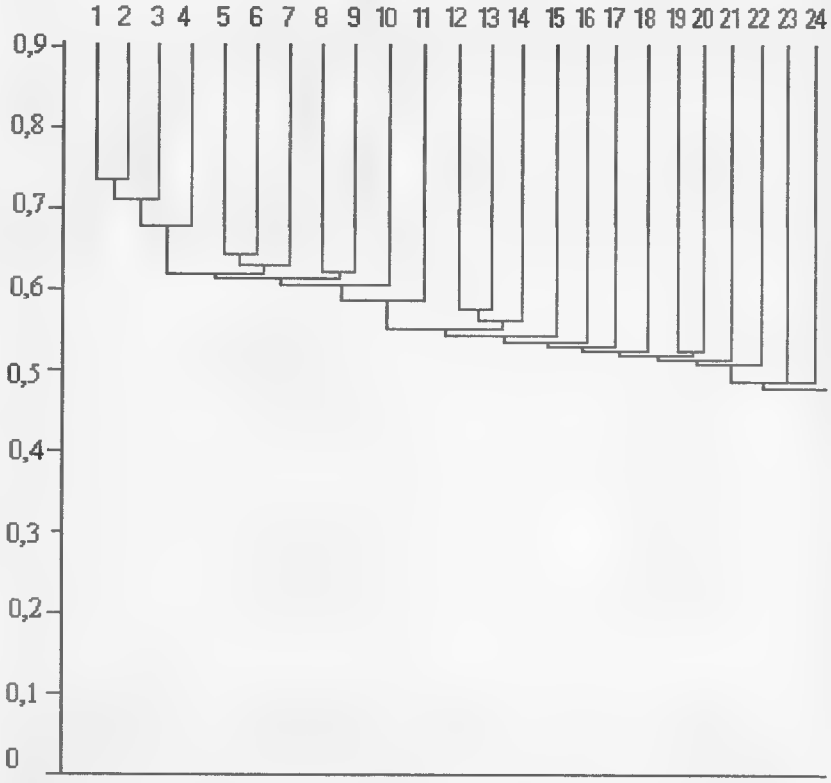
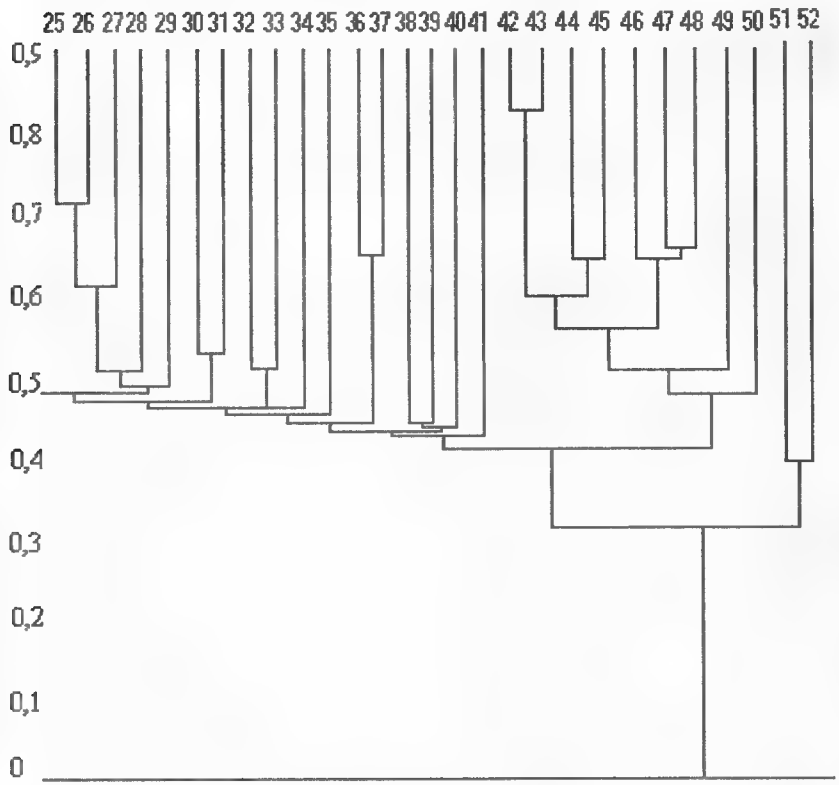



Рис. 23. Сходство микоценозов ксило
*Микоценозы:* 1—11 — березняков; 12—14, 18 — ольшаников; 15, 21, 31, 34, 39 — липняков; 20, 23, 24, 30, 35, 41 — кленов




трофных грибов Оренбургской области.
38 — вязовников; 16, 17, 25—27, 29, 32, 33, 36, 37, 40 — осинников; 19, 22, 28,
ников; 42—50 — дубрав; 51, 52 — сосняков.

ет ограниченное число видов: Irpex lacteus, Oxyporus corticola, Pholiota destruens.

Помимо вышеуказанных древесных растений, в древостоях пойм рек области активно участвуют черемуха и жимолость татарская. Древостои черемухи не несут специфической микобиоты. На древесине жимолости, практически обязательно участвующей в пойменных лесах области, отмечен стенотрофный вид — Phellinus linteus.

Кластерный анализ сходства видового состава сообществ дереворазрушающих грибов пойменных лесов (рис. 22) показал, что отдельные формационные микобиоты не теряют своей специфичности в пойменных лесах, за исключением микобиоты тополевников.

Пойменные биотопы не только являются местом существования описываемых формационных биот ксилотрофных грибов. За счет существования пойменной растительности многие мезофильные виды дереворазрушающих грибов проникают на юг, в степную зону. К таким видам, в частности, относятся Daedalea quercina, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila, Laetiporus sulphureus, Spongipellis spumeus. Таким образом, пойменные биотопы выступают не только в качестве рефугиумов ряда видов (Мурашскинский, 1940), но и в качестве "экологических желобов" (Шварц, Данилов, 1972), обеспечивающих расселение некоторых видов ксилотрофных грибов вне зависимости от конкретных зональных условий.

Кластерный анализ сходства видового состава микоценозов разных лесов (рис. 23) демонстрирует отношения формационных биот Оренбургской области. При этом выделяются как высокоспециализированные биоты дереворазрушающих лесов, такие как микобиоты сосняков и дубрав, имеющие очень малое сходство с прочими микобиотами, так и неспециализированные, аллохтонные микобиоты с большими локальными вариациями видового состава между микоценозами.

Суммируя вышесказанное, можно констатировать наличие в биоте ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области определенной формационной структуры, которая заключается в существовании формационных биот, характеризующихся спецификой видового состава и таксономической структуры. На основе анализа особенностей видового состава, мы выделяем в формационной структуре биоты ксилотрофных грибов Оренбургской области ряд групп биот. Наиболее существенные отличия

Таблица 17

**Таксономическая структура биот ксилотрофных грибов лесов Южного Приуралья**

| Семейство | Биоты ксилотрофных грибов лесов* | |
|---|---|---|
| | лиственных | хвойных |
| Coriolaceae | 17/14,5 | 3/7,9 |
| Polyporaceae | 14/11,9 | 3/7,8 |
| Phellinnaceae | 10/8,5 | 1/2,6 |
| Fomitopsidaceae | 8/6,8 | 6/15,8 |
| Steccherinaceae | 7/6,0 | 3/7,9 |
| Schizophyllaceae | 6/5,1 | 3/7,9 |
| Phaeolaceae | 5/4,3 | 7/18, 4 |
| Rigidoporaceae | 5/4,3 | 2/5,3 |
| Peniophoraceae | 4/3,4 | 1/2,6 |
| Bjerkanderaceae | 4/3,4 | — |
| Inonotaceae | 4/3,4 | — |
| Strophariaceaee | 4/3,4 | — |
| Hymenochaetaceae | 2/1,7 | 2/5,3 |
| Exidiaceae | 2/1,7 | 1/2.6 |
| Pluteaceae | 2/1,7 | — |
| Tricholomataceae | 2/1,7 | — |
| Auriculariaceae | 1/0,9 | 1/2,6 |
| Thelephoraceae | 1/0,9 | 1/2,6 |
| Fomitaceae | 1/0,9 | — |
| Ganodermataceae | 1/0,9 | — |
| Chaetoporellaceae | — | 2/5,3 |
| Perenniporiaceae | — | 1/2,6 |
| Число видов, родов, семейств | 117; 56; 33 | 38; 28; 19 |

**Числитель* — шт., *знаменатель* — %

имеются между микобиотами хвойных и лиственных лесов в целом. Это также проявляется при сравнении систематической структуры этих биот (табл. 17).

Микобиота лиственных лесов распадается на биоты ксилотрофных базидиомицетов широколиственных, мелколиственных и пойменных лесов. В микобиоте широколиственнных лесов выделяется микобиота вязово-кленово-липовых лесов и высокоспецифичная микобиота дубовых лесов. По-видимому, причина специфичности этой формационной микобиоты в том, что дубравы представляют автохтонную растительность области.

Для всех формационных микобиот свойственна некоторая общность тенденций варьирования основных характеристик слагающих их микоценозов в широтном градиенте. Во всех формационных биотах ксилотрофных грибов Оренбургской области с севера на юг наблюдается снижение видового богатства микоценозов и некоторое снижение таксономических пропорций. Менее всего локальные вариации видового состава микоценозов выражены в пойменных лесах области, что связано в первую очередь с тем, что пойменные биотопы являются интразональными элементами в ландшафтной структуре территории области.

### Сообщества ксилотрофных грибов искусственных древостоев

Искусственным древостоям принадлежит значительное место в растительном покрове Оренбургской области — они занимают около 13 % общей лесопокрытой площади территории. Основными видами древесных растений, используемыми в посадках, являются вяз мелколистный, клен ясенелистный, сосна обыкновенная, тополь бальзамический, ясень пенсильванский.

Проведенные нами исследования показали, что видовой состав микоценозов этих древостоев очень беден — 15 видов. Наиболее часто нами в посадках были встречены Fomes fomentarius, Pleurotus pulmonarius, Polyporus squamosus, Trametes versicolor, Trametes hirsuta, Trichaptum fusco-violaceum. Большая часть обнаруженных видов — сапротрофы, и только Fomes fomentarius, Laetiporus sulphureus и Polyporus squamosus отмечены на вегетирующих древесных растениях.

Расселение ксилотрофных грибов в искусственных лесах, по-видимому, лимитируется количеством доступного субстрата и критически высокой испаряемостью, что связано с ажурностью их древостоев и несформированностью (или очень малым проективным покрытием) травяного покрова.

В лесополосах большая часть базидиом ксилотрофных базидиомицетов появляется в мае, когда достаточно высокая инсоляция в сочетании с остаточной влажностью после таяния снега формирует достаточно благоприятные условия для развития плодовых тел грибов. В это время в сильно разреженных (полнота 0,1—0,2) посадках вяза нами был отмечен Pleurotus pulmonarius, который обычно встречается в лесостепной части области на кленах, вязах, липах, тополях в июне — августе. У видов, базидиомы которых имеют деревянистую консистенцию,

такие, как Fomes fomentarius, споруляция начинается несколько позднее — в конце мая — июне.

В искусственных насаждениях сосны достаточно высока доля специфичных видов — Ceriporia reticulata, Diplomitoporus flavescens, Postia hibernica, Postia leucomallella, Trichaptum fusco-violaceum. Количество видов ксилотрофных базидиомицетов преимущественно коррелирует с возрастом древостоев. В молодых сосновых посадках дереворазрушающие грибы не обнаружены, а в древостоях III—IV класса возраста число видов достигает четырех — пяти. В этом случае по значимости в сообществах ксилотрофных грибов преобладает Trichaptum fusco-violaceum (так же, как и в микоценозах естественных древостоев сосны в Оренбургской области), а в сосновых посадках с полнотой 0,6—0,7 велика доля видов рода Postia.

Видовой состав ксилотрофных грибов, отмеченных в городских лесах, также достаточно беден. Малое количество парков и уход за состоянием их древостоев снижает количество валежной древесины как потенциального трофического ресурса для дереворазрушающих грибов. Большая часть обнаруженных нами видов развивается на стволах вегетирующих деревьев в посадках на улицах города. К этим грибам относятся Polyporus squamosus; реже встречаются такие виды, как Fomes fomentarius (на вязе и тополях), Irpex lacteus (на усыхающих ветвях вяза и клена татарского), Laetiporus sulphureus (на дубах), Trametes gibbosa (на вязе).

Наиболее часто в городских зеленых насаждениях города Оренбурга нами был отмечен трутовик чешуйчатый, поселяющийся на старовозрастных деревьях тополя бальзамического и клена ясенелистного. Активное развитие этого вида на древесине ветлы, вяза, и клена в пойме р.Урал было отмечено Ю.В. Синадским и М.А. Бондарцевой (1960). Особенно высокая зараженность этим грибом была отмечена ими для клена ясенелистного — в Приуральском лесничестве Уральской области Казахстана она достигала 71 %. В Оренбургской области Polyporus squamosus встречается в поймах крупных рек на валеже и вегетирующих деревьях тополя, вяза, клена; в лесах лесостепной зоны отмечен и на других видах древесных растений — на дубе и липе. В городе Оренбурге гриб поражает деревья, имеющие морозобойные трещины или другие механические повреждения, которые являются главным путем проникновения грибной инфекции.

Важным фактором, влияющим на видовой состав ксилотрофных базидиомицетов городских лесов, является устойчи-

вость видов к промышленному загрязнению среды. Эти условия в совокупности с неблагоприятными в целом климатическими условиями степной зоны жестко ограничивают вхождение многих ксилотрофных грибов в состав сообществ деструкторов древесины городских искусственных насаждений.

Нужно отметить, что многие виды древесных растений, используемых в искусственных насаждениях, не встречаются в естественных лесах Оренбургской области — это ясень пенсильванский, тополь бальзамический, лиственница сибирская, вяз мелколистный. Число грибов, разлагающих древесину этих древесных растений, невелико, и виды эти не проявляют субстрат-специфичности. На валежной древесине ясеня пенсильванского отмечены Irpex lacetus, Oxyporus corticola; на тополе бальзамическом — Irpex lacteus, Fomes fomentarius, Polyporus squamosus, Stereum hirsutum; на лиственнице сибирской — Trichaptum fusco-violaceum; на вязе мелколистном — Pleurotus pulmonarius, Trametes hirsuta, Trametes trogii. Таким образом, привнесение во флору территории этих видов древесных растений не приводит к появлению в биоте ксилотрофных базидиомицетов области новых видов грибов или формированию специфичных микоценозов, из чего можно сделать вывод, что интродукция древесных растений не обогащает микобиоту, а лишь увеличивает количество доступного субстрата для наиболее активных видов грибов с большой экологической пластичностью

## III.5. Пространственная структура

Каждый биологический вид характеризуется своими параметрами экологической ниши и потому встречается в тех или иных местообитаниях. В определенной мере биотопическая специализация видов является совокупным выражением их отношения к ведущим факторам среды. Результатом приспособления видов ксилотрофных базидиомицетов в процессе их расселения по территории является их распределение вдоль экологического градиента (Мухин, 1993). По мнению В.А. Мухина (Mukhin, 1989), градиентный анализ в свою очередь является эффективным средством оценки эколого-географического хиатуса между видами и может рассматриваться в качестве одного из методов современной систематики грибов. Хотя ксилотрофные базидиомицеты отличаются друг от друга по экологическим характеристикам, их можно объединить в экогеографические группы по сходству

реакции на широтные разности среды, ценоареалам и экологическим оптимумам, приходящимся на одни и те же природные зоны (Мухин, 1993).

Отличия в экологической пластичности дереворазрушающих грибов проявляются в разной встречаемости этих видов в разных биотопах и в пределах определенного спектра природно-климатических зон. Факт встречаемости вида определяет его место в пространственной структуре микобиоты, другими словами, характеризует его ландшафтно-биотопическую активность.

**Биотопическая активность ксилотрофных грибов**

Согласно представлениям Б.А. Юрцева (1987), равномерное распределение видов по территории и таким образом более интенсивное освоение ландшафта является одним из признаков их высокой ландшафтно-биотопической активности, что является следствием соответствия их эколого-биологических особенностей ландшафтно-климатическим условиям районов обитания.

Лишь незначительное (9,8 %) количество видов дереворазрушающих грибов было отмечено нами в 10—19 районах. К подобным видам с высокой активностью относятся Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Fomes fomentarius, Ganoderma lipsiense, Irpex lacteus, Laetiporus sulphureus, Oxyporus corticola, Phellinus igniarius, Schizophyllum commune, Stereum hirsutum, Stereum subtomentosum, Trametes hirsuta, Trametes trogii, Trametes versicolor. Эти грибы отмечены в Оренбургской области во всех формациях лиственных лесов.

Несколько шире в микобиоте представлена группа видов со средней активностью (18,9 %), встречающихся в 5—9 районах. В эту группу входят такие виды, как Chondrostereum purpureum, Datronia mollis, Datronia stereoides, Exidia glandulosa, Fomitopsis pinicola, Gloeoporus dichrous, Steccherinum nitidum, Lentinus lepideus, Pleurotus ostreatus, Pleurotus pulmonarius, Trametes gibbosa. Большинство видов со средней ландшафтно-биотопической активностью являются стенотрофами: Daedalea quercina, Fomitoporia punctata, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila, Inocutis rheades, Inonotus radiatus, Phellinus alni, Phellinus linteus, Phellinus tremulae, Piptoporus betulinus, Pleurotus calyptratus, Polyporus squamosus, Steccherinum ochraceum, Trametes pubescens, Trichaptum fusco-violaceum. Ключевым фактором, определяющим активность этих видов в Оренбургской области, является субстрат, т. е. распространение на рассматриваемой территории лесов тех или иных формаций.

Самая крупная группа видов (71,3 %) — малоактивные, найденные в 1—4 районах. Эти виды сильно отличаются по своим экологическим характеристикам и по сути отражают степень специфичности видового состава грибов в каждом из изученных районов. Малочисленные виды дереворазрушающих грибов составляют своего рода ценотический резерв микобиоты, обеспечивающий ее среднесрочную устойчивость (Мухин, 1993).

### Зонально-биотопическая пластичность ксилотрофных грибов

Отдельные биотопы как местообитания дереворазрушающих грибов составляют серию закономерно изменяющихся в широтном градиенте природно-климатических стаций, которые подвержены зональному варьированию. Отличия в видовом составе биот дереворазрушающих грибов по биотопам и районам в пределах лесостепной и степной зон Оренбургской области позволяют провести зональный анализ варьирования микобиоты.

В пределах Оренбургской области мы можем проанализировать встречаемость ксилотрофных грибов лишь в диапазоне двух природных зон, что не позволяет полностью оценить специфику экологической пластичности видов. Поэтому мы расширили спектр рассматриваемых природных зон за счет привлечения материалов о видовом составе биот ксилотрофных базидиомицетов Урала (Степанова-Картавенко, 1967), Западно-Сибирской равнины (Мухин, 1993), Казахстана (Шварцман, 1964) и Киргизии (Поспелов и др., 1957).

Исходя из распространения отдельных видов ксилотрофных базидиомицетов на территории Оренбургской области выделяются две группы видов: эврибионты, способные развиваться во всем диапазоне условий Оренбургской области и стенобионты, распространение которых в области ограничено определенной зоной или типом биотопа (схема 2).

Практически половина видов микобиоты (48,9 %) — эврибионты. Это преимущественно панголарктические и эврирегиональные виды, многие из которых являются космополитами.

Ряд ксилотрофных базидиомицетов, широко распространенных в Оренбургской области, являются эврибионтами и на территории Западно-Сибирской равнины (Мухин, 1993), встречаясь от лесотундры до лесостепи. К этим видам относятся Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Daedaleopsis confragosa, Datronia mollis,

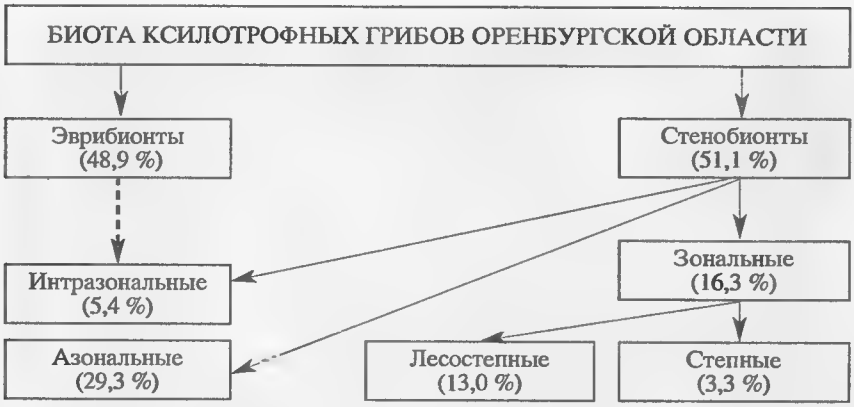



Схема 2. Распределение трутовых грибов Оренбургской области по группам зонально-биотопической пластичности

Fomes fomentarius, Fomitoporia punctata, Fomitopsis pinicola, Gloeoporus dichrous, Hapalopilus rutilans, Hymenochaete tabacina, Inocutis rheades, Inonotus obliquus, Irpex lacteus, Phellinus igniarius, Phellinus tremulae, Piptoporus betulinus, Steccherinum ochraceum, Stereum hirsutum, Stereum subtomentosum, Trametes hirsuta, Trametes ochracea, Trametes pubescens, Trametes versicolor. Это виды с наибольшей экологической пластичностью. Некоторые виды, такие как Trametes trogii, Lenzites betulina и Trichaptum pargamenum, обозначенные В.А. Мухиным (1993), как эврибионты с ограниченной психротолерантностью и распространенные на Западно-Сибирской равнине во всех природных зонах, кроме лесотундры, в Оренбургской области встречаются в обеих природных зонах, т. е. также являются эврибионтами.

Такие виды, как Datronia stereoides, Ganoderma lipsiense, Laetiporus sulphureus, Oxyporus corticola, Polyporus arcularius, Polyporus squamosus, Steccherinum nitidum, Trametes gibbosa, относимые нами в Оренбургской области к числу эврибионтов, в Западной Сибири встречаются на юг от северной тайги до лесостепной зоны (кроме Laetiporus sulphureus, распространенного в диапазоне от средней до южной тайги). Значительная часть этих видов встречается и далее на юг за пределами Оренбургской области — вплоть до гор Средней Азии (Поспелов и др., 1957; Шварцман, 1964). Исходя из особенностей распространения эти виды являются термофильными ксеротолерантами, и фактором, препятствующим их расселению на север, являются климатические условия.

Среди ксилотрофных грибов — эврибионтов Оренбургской области — мы выделяем группу видов — термофильных мезофилов, к которой могут быть отнесены Abortiporus biennis, Oxyporus obducens. В Западной Сибири эти виды распространены от южной тайги до лесостепной зоны (Мухин, 1993). Говоря о мезофильности этих видов, мы исходим из их распространения в условиях повышенного увлажнения как на территории Западно-Сибирской равнины, так и в Оренбургской области. В этом отношении наиболее типичным мезофилом является Abortiporus biennis, который отмечен в Оренбургской области как в лесостепной, так и в степной зонах на валежных стволах и сухостойных экземплярах осин и берез у ручьев, болот, в пойменных биотопах, характеризующихся повышенной влажностью.

Одним из наиболее активных видов дереворазрушающих грибов в Оренбургской области является Schizophyllum commune. С точки зрения экологических особенностей этот вид можно определить как термофильный ксеротолерант. Он весьма широко распространен: в Европе отмечен от Дании до Средиземноморского побережья (Knudsen, Pedersen, 1983; Nordic Macromycetes, 1997, Von Blaschke, Helfer, 1999); известен из тропиков, в частности отмечен в Венесуэле (Bracamonte, Holmouist, 1994; Calonge, Nunez, Ryvarden, 1996)). На Урале встречается в Пермской области, Башкортостане (Алексеев, 1926; Переведенцева, 1980; Юпина, 1987). В Западной Сибири вид приурочен преимущественно к южным районам — от южной тайги до лесостепи (Мухин,1993). Встречается вид в Средней Азии (Балтаева, 1988; Поспелов и др., 1957; Шварцман, 1964), в Монголии (Бондарцева, Уранчимэг, 1993). Многие авторы отмечали, что Schizophyllum commune принимает активное участие в деструкции древесины в городских насаждениях и на гарях (Гордиенко, 1988; Gaper, 1985), т. е. способен успешно существовать в условиях открытых местообитаний.

Некоторые виды, которые мы относим к эврибионтам, ограничены в своем распространении лесостепной зоной и северной частью степной зоны, не встречаясь в южных районах области. Эти грибы преимущественно связаны с дубравами, которые встречаются в области не южнее поймы р. Урал. В пределах Оренбургской области проходит юго-восточная граница распространения дуба черешчатого, что и определяет ограниченную встречаемость этих ксилотрофных грибов. К этим видам относятся Daedalea quercina, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta,

Inocutis dryophila. На Урале эти виды, помимо лесов Оренбургской области, были отмечены Н.Т. Степановой-Картавенко (1967) в дубравах Башкирии. Особенности субстратной специализации и распространения данных ксилотрофных грибов позволяют говорить о них как о неморальных термофильных мезофилах, которые несмотря на широкое распространение в Оренбургской области являются редкими для Уральского региона в целом. В частности, Daedalea quercina занесен в Красную Книгу Среднего Урала (1996).

Группой, альтернативной эврибионтам, являются стенобионты, составляющие половину обнаруженных видов дереворазрушающих грибов региона. Мы выделяем следующие подгруппы стенобионтов: зональные, включающие лесостепные и степные стенобионты; внезональные, приуроченные к азональным или интразональным биотопам.

**Зональные стенобионты.** Лесостепные стенобионты составляют 13 % анализируемых видов. В Оренбургской области мы относим к этим видам Climacodon septentrionalis, Daedaleopsis septentrionalis, Hericium coralloides, Oxyporus populinus, Polyporus badius, Polyporus ciliatus, Polyporus tuberaster, Polyporus varius, Postia subcaesia, Punctularia strigoso-zonata. Spongipellis spumeus, Tyromyces chioneus.

С экологической точки зрения, эти виды весьма разнородны. Так, Spongipellis spumeus и Oxyporus populinus могут быть отнесены к термофильным мезофилам; в Западной Сибири эти виды распространены в пределах южной тайги. При этом Oxyporus populinus встречается и южнее — вплоть до Киргизии (Поспелов и др., 1957). Polyporus ciliatus распространен в южной части Западно-Сибирской равнины и может быть охарактеризован как термофильный ксеротолерант (Мухин, 1993).

Необходимо отметить, что данные о находках ряда этих видов на юг от Оренбургской области отсутствуют (Поспелов и др., 1957; Шварцман, 1964). Это, разумеется, не позволяет со всей определенностью говорить о границах ареалов данных видов однако мы предполагаем, что для некоторых из упомянутых ксилотрофных базидиомицетов экосистемы лесостепной зоны Оренбургской области могут быть южным форпостом в Уральском регионе.

Только три вида могут быть отнесены к степным стенобионтам: Hymenochaete rubiginosa, Hyphodontia radula, Trametes ljubarskyi. Небольшое количество степных стенобионтов, по-видимо-

му, связано с тем, что не смотря на большую площадь степной зоны в пределах области, лесистость зоны невелика (1—3 % %) и разнообразие типов лесов здесь не значительно.

**Внезональные стенобионты.** Это виды, встречаемость которых приурочена к внезональным биотопам, т. е. азональным элементы ландшафтной структуры области, а также интразональным — пойменным биотопам.

В пределах области находится ряд крупных азональных лесных массивов. В частности, это хвойные леса, находящиеся на западе и северо-востоке области. С этими лесами связан ряд видов, которые не отмечены в других районах области. Фактором, ограничивающим распространение большинства этих видов, является субстрат, т. е. присутствие в лесных экосистемах видов древесных растений, на разрушении древесины которых данные ксилотрофные базидиомицеты специализированы. В первую очередь это касается ксилотрофных базидиомицетов, обитающих на древесине хвойных древесных растений: Antrodia macra, Antrodia serialis, Antrodia sinuosa, Antrodia xantha, Ceriporia purpurea, Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Gloeophyllum sepiarium, Gloeoporus taxicola, Heterobasidion annosum, Phaeolus Schweinitzii, Porodaedalea pini, Postia fragilis, Postia hibernica, Postia leucomallella, Postia rennyi, Postia sericeomollis, Postia stiptica, Postia tephroleuca, Skeletocutis amorpha, Trichaptum fusco-violaceum.

Эта группа видов достаточно разнородна по экологическим характеристикам. Так, например, Antrodia serialis, Antrodia xantha, Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Gloeoporus taxicola, Postia tephroleuca, Skeletocutis amorpha, Trichaptum fusco-violaceum распространены в широком диапазоне природных условий — от лесотундры Западно-Сибирской равнины (Мухин, 1993) до Казахстана и гор Средней Азии (Поспелов и др., 1957; Шварцман, 1964). Antrodia sinuosa, по мнению В.А. Мухина (1993), является эврибионтным видом с ограниченной психротолерантностью; Heterobasidion annosum, Porodaedalea pini и Postia hibernica могут быть отнесены к мезофилам с умеренной психро- и ксеротолерантностью. Ряд видов — Phaeolus Schweinitzii, Postia fragilis, Postia leucomallella, Postia stiptica, распространение которых в Западной Сибири ограничено средней и южной тайгой, являются термофильными мезофилами (Мухин, 1993). Такие виды, как Postia rennyi и Postia sericeomollis, встречающиеся в лесостепной зоне, по-видимому, можно считать термофильными ксе-

ротолерантами. Столь широкая экологическая пластичность этих видов по отношению к условиям увлажнения и температурному режиму показывает, что ключевым фактором, определяющим их стенобионтность в Оренбургской области, является не климат, а именно субстрат. Таким образом, субстрат-лимитирование существенно искажает картину зонального распределения ксилотрофных базидиомицетов в пределах региона.

Ряд видов, обитающих в азональных биотопах, не связаны с древесиной хвойных древесных растений, но не отмечены в других районах области: Hyphodontia flavipora, Lenzites betulina, Piptoporus pseudobetulinus, Piptoporus quercinus, Steccherinum murashkinskyi. Возможные причины подобной приуроченности этих видов к данным биотопам будут рассмотрены нами ниже.

Интразональные пойменные биотопы являются носителями специфической биоты дереворазрушающих грибов. Пойменная растительность — типичный биотоп для Inonotus radiatus, Phellinus alni, Phellinus linteus, Phellinus pseudopunctatus, Polyporus brumalis, Trametes suaveolens. У таких видов, как Inonotus radiatus, Phellinus alni и Phellinus linteus, биотопическая приуроченность определяется фактором субстрата, так как произрастание их основных источников субстрата — ольхи и жимолости — приурочено к поймам. Что касается вида Phellinus pseudopunctatus, он был отмечен на средиземноморском побережье Франции, Италии, Югославии (Бондарцева, Пармасто, 1986; Bernicchia, 1990; Tortic, 1987). Информация о находках Phellinus pseudopunctatus в пределах бывшего СССР отсутствует (Бондарцева, Пармасто, 1986). Можно предположить, что на Южном Урале, в частности в Оренбургской области, проходит северная граница распространения этого вида. По-видимому, его распространение на север лимитируется температурным режимом.

### Климатипы микобиоты

Многие авторы (Бондарцева, Свищ, 1988; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1993; Пармасто, 1967; Степанова, 1971) указывали, что микобиоте свойственна определенная пространственная структура, основанная на зональной дифференциации. Сравнительный анализ показывает различия в видовом составе сообществ грибов в разных природных зонах. Так, на Урале, как было показано Н.Т. Степановой (1971), максимальное видовое богатство отмечено в сообществах ксилотрофных базидиомицетов лесов таежной и неморальной зоны. Эти сообщества также

характеризуются высокой долей специфичных видов (встречающихся только в пределах этих зон). На север и юг от указанных природных зон видовое богатство сообществ заметно снижается.

**Зональные климатипы микобиоты.** Зональные изменения биоты ксилотрофных базидиомицетов обусловлены совокупным действием ряда экологических факторов (Мухин, 1993; Пармасто, 1963, 1967; Aandstadt, Ryvarden, 1987; Eriksson, Strid, 1969; Kotiranta, Niemellä, 1981). Под их действием происходит отбор видов с экологическими характеристиками, соответствующими диапазону условий на том или ином природно-климатическом отрезке широтного градиента. Как следствие, возникают определенные зональные климатипы микобиот, включающие виды со сходной экологической пластичностью по отношению к ведущим факторам среды.

Зональная дифференциация биоты ксилотрофных грибов проявляется и в пределах Южного Приуралья. По количеству видов биоты дереворазрушающих грибов лесостепной и степной зон почти равны (70 и 75 видов соответственно). При этом достаточно велико и сходство видового состава климатипов (значение коэффициента Съренсена—Чекановского — 0,8). Таксономические пропорции зональных климатипов также отличаются незначительно (лесостепной климатип 1:2,2:3,9; в степной зоне 1:2,2:4,2). Наиболее крупными родами в обоих зональных климатипах являются Phellinus, Polyporus, Trametes. Ведущим семейством для обеих микобиот является Coriolaceae, но в лесостепной зоне второе и третье места по значимости занимают семейства Fomitopsidaceae, а в микобиоте степной зоны — семейства Phellinaceae и Polyporaceae.

Доля зональных стенобионтов в лесостепном климатипе составляет 17,1 %, в степном климатипе 4 %. Причина этого — обеднение видового состава лесов в степной зоне, малые площади широколиственных лесов в ее пределах.

Из вышеизложенного мы делаем вывод, что выделение двух климатипов микобиоты в Оренбургской области явление не случайное, обусловленное общими закономерностями варьирования характеристик микобиоты в широтном градиенте.

Сравнение видового состава зональных биот дереворазрушающих грибов Оренбургской области и Западно-Сибирской равнины (табл. 18) показал, что сходство видового состава микобиот природных зон Западно-Сибирской равнины и лесостепного климатипа микобиоты Оренбургской области достаточно зако-

Таблица 18

**Сходство видового состава трутовых грибов зональных микобиот Южного Приуралья и Западно-Сибирской равнины (по материалам В.А. Мухина, 1993)**

| Природные зоны Западно-Сибирской равнины | Общее количество видов | Сходство видового состава | | |
|---|---|---|---|---|
| | | Зональные климатипы Южного Приуралья | | Микобиота Южного Приуралья в целом |
| | | Лесостепная | Степиая | |
| Лесотундра | 54 | 0,47 | 0,46 | 0,47 |
| Северная тайга | 89 | 0,56 | 0,39 | 0,47 |
| Средняя тайга | 104 | 0,59 | 0,37 | 0,45 |
| Южная тайга | 131 | 0,61 | 0,39 | 0,47 |
| Подтайга | 89 | 0,66 | 0,47 | 0,52 |
| Лесостепь | 61 | 0,68 | 0,57 | 0,59 |
| Западно-Сибирская равнина в целом | 147 | 0,59 | 0,44 | 0,63 |

Таблица 19

**Характеристики подтипов степного зонального климатипа биоты ксилотрофных грибов Южного Приуралья**

| Характеристики | Микокомплексы | | |
|---|---|---|---|
| | Северной степи | Южной степи | Степной зоны в целом |
| Количество видов | 74 | 46 | 75 |
| Таксономические пропорции | 1:2,2:4,1 | 1:1,8:2,9 | 1:2,2:4,2 |
| Доля стенобионтов (%) | 4 | 0 | 4 |

номерно возрастает в широтном градиенте, достигая максимума при сравнении с микобиотой лесостепной зоны Западной Сибири. Интересна тенденция варьирования связи микобиоты степной зоны области и природных зон Западно-Сибирской равнины. В данном случае минимальное сходство отмечено с микобиотой средней тайги. К северу и югу от этой природной зоны видовой состав биот ксилотрофных грибов все более приближается к видовому составу микобиоты степной зоны, достигая максимума при сравнении с лесостепью Западно-Сибирской равнины.

Наличие в биоте дереворазрушающих грибов Оренбургской области как активных, так и малоактивных видов, являющихся специфичными для одной из природных зон, позволяет выде-

лить два широтных климатипа — лесостепной и степной. Они отличаются по видовому богатству, таксономическим пропорциям, трофической специализации слагающих видов.

Анализ сходства видового состава микоценозов отдельных лесных массивов в пределах степной зоны области показал, что в пределах степного климатипа микобиоты Оренбургской области можно выделить два подтипа: северной и южной степи (табл. 19).

Таким образом, мы видим, что в широтном градиенте при переходе от лесостепного зонального микокомплекса к микокомплексам южной степи наблюдается снижение видового разнообразия микокомплексов, изменение таксономических пропорций, сокращение доли стенобионтных видов. В микокомплексах южной степи в пределах Оренбургской области стенобионты полностью отсутствуют. При этом сходство видового состава комплексов северной и южной степи составляет 99 %, т. е. биота дереворазрушающих грибов южной степи полностью составлена эврибионтными видами.

**Азональные микокомплексы.** В Южном Приуралье азональными биотопами для ксилотрофных грибов являются хвойные леса, произрастающие в Заволжье (Бузулукский бор) и Зауралье (боры Кваркенского района).

Одним из наиболее крупных и своеобразных лесных массивов, находящихся в пределах степной зоны Южного Приуралья, является Бузулукский бор. Собственно лесопокрытая площадь этого массива составляет 86,6 тыс. га, из которых 56,6 тыс. га находится на территории Оренбургской области, а остальная площадь относится к заповеднику "Бузулукский бор" (Самарская область). Бор расположен в приречной котловине, имеющей глубину 100—150 м, и заполненной песками, мощность которых местами достигает 90 м (Чибилев, 1983). Отложение песков началось во время трансгрессии Каспийского моря, когда на территории бора находилось устье крупной реки.

Исключительное разнообразие природной обстановки, контрасты в условиях увлажнения создали в Бузулукском бору уникальные сочетания лесных, степных, луговых и болотных урочищ. Более двух третей массива занято сосновыми лесами. Из них 46 % составляют боры, 37 % — субори и 17 % — сугрудки (Писаренко и др., 1992). Запасы древесины варьируют от 336 м$^3$/га в средневозрастных, до 573 м$^3$/га в старовозрастных сосняках Остальная часть территории Бузулукского бора занята древостоями дуба черешчатого (20,5 % площади), осины (17,7 %),

березы (9,1 %) и ряда других видов (Годнев, 1953). Большей частью они образуют древостои, являющиеся производными типами от дубрав и черноольшаников, а также тополевых суборей и сугрудков. Полоса лиственного леса почти со всех сторон окаймляет Бузулукский бор, а также тянется вдоль реки Боровки. Также отдельные участки осинников и березняков разбросаны по всему лесному массиву.

Бузулукский бор являлся объектом изучения для многих ученых. Почвенный покров бора изучали В.В. Докучаев (1877—1881 гг.) (цит. по Даркшевич, 1953), С.С. Неуструев (1926); геологические исследования проводил Г.Н. Высоцкий (1909); метеорология бора была описана А.П. Тольским (1931); гидрологию бора изучали П.А. Земятчинский (1904), Н.А. Воронков (1974). В Бузулукском бору были разработаны многие положения учения о типологии лесов (Сукачев, 1904, 1931; Морозов, 1907).

Большое внимание уделялось и уделяется изучению фитопатологического состояния Бузулукского бора, однако бо́льшая часть исследований касалась патогенной энтомофауны. Первое изучение грибов, вызывающих гниль древесных растений в Бузулукском бору, провел в 1926—1927 гг. проф. С.И. Ванин. В работе "Главнейшие грибные болезни Бузулукского бора Самарской губернии" (1929), а также в ряде более поздних публикаций (1930, 1931) он описывает 6 видов дереворазрушающих базидиальных грибов: Armillaria mellea, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila, Phaeolus Schweinitzii, Phellinus igniarius, Porodaedalea pini. На эти данные впоследствии ссылался А.С. Бондарцев в своем капитальном труде "Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа" (1953). Изучением распространения сосновой губки в Бузулукском бору занимался Ю.В. Синадский (1953). Особое внимание фитопатологов привлекает наличие в Бузулукском бору очагов корневой губки сосны (Давиденко, 1979, 1980, 1986; Негруцкий, 1986). Однако несмотря на наличие вышеупомянутых исследований биота дереворазрушающих грибов Бузулукского бора до сих пор досконально не изучена. В особенности это касается видового состава грибов-сапротрофов, чья роль в круговороте веществ и энергии в лесных экосистемах особенно велика.

В результате исследований, проведенных нами в Бузулукском бору в 1994—2002 гг., было отмечено 76 видов дереворазрушающих грибов, принадлежащих к 41 роду и 19 семействам отдела Basidiomycota. Это составляет 50,3 % всех видов ксилотроф-

Таблица 20

**Представленность геоэлементов в биоте дереворазрушающих грибов Бузулукского бора**

| Тип геоэлемента | Бузулукский бор | | Южное Приуралье | |
|---|---|---|---|---|
| | Количество видов | % | Количество видов | % |
| Эврирегиональный | 26 | 34,2 | 44 | 29,1 |
| Панголарктический | 24 | 31,6 | 63 | 41,7 |
| Бореальный | 18 | 23,7 | 27 | 17,9 |
| Неморальный | 5 | 6,6 | 12 | 7,9 |
| Пантропический | 3 | 3,9 | 5 | 3,3 |
| ИТОГО: | 76 | 100 | 151 | 100 |

ных базидиомицетов, отмеченных на территории Оренбургской области (Сафонов, 2000). Таксономические пропорции биоты — 1:2,16:4 (для сравнения, пропорции биоты дереворазрушающих грибов Оренбургской области в целом — 1:1,9:3,7; Сафонов, 1999). Большинство видов (78,9 %) относится к афиллофороидным грибам, и только 16 видов — к агарикоидным. Наиболее крупными являются семейства Polyporaceae (12 видов), Coriolaceae (11 видов), Fomitopsidaceae (9 видов), Phaeolaceae и Phellinaceae (по 8 видов). Семейства Fomitaceae, Perenniporiaceae, Ganodermataceae представлены в биоте одним видом. Наиболее крупными родами являются Trametes (7 видов); Postia (6 видов), Phellinus (5 видов).

Биоту дереворазрушающих грибов Бузулукского бора составляют виды, представляющие различные геоэлементы. В общем виде сохраняется тенденция, характерная для биоты дереворазрушающих грибов области в целом — преобладают эврирегиональные и панголарктические виды (табл. 20). Однако доля бореальных видов в бору несколько выше.

Поскольку большая часть Бузулукского бора занята сосняками, специфичные микоценозы этих древостоев во многом определяют особенности микобиоты бора в целом. В биоте ксилотрофных грибов Бузулукского бора присутствует достаточно большое число специфичных видов, не встречающихся в древостоях других лесных формаций области (26,3 % видов). Специфичными видами являются Antrodia xantha, Ceriporia reticulata, Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Phaeolus Schweinitzii, Porodaedalea pini, Sceletocutis amorpha, Trichaptum fusco-violaceum, виды рода Postia.

Логично было бы предположить, что присутствие в Бузулукском бору сосняков явится причиной очень существенных отличий видового состава биоты дереворазрушающих грибов бора и других лесов области. Однако сравнительный анализ показывает, что различия между этими биотами не столь значительны. Наиболее высокие показатели сходства (60—65 %) отмечены у биот ксилотрофных грибов Бузулукского бора и лесов лесостепной зоны области, находящихся как в непосредственной близости от бора, так и отстоящих от него к северо-востоку и востоку на 150—300 км. Исходя из этого можно сделать вывод, что биоты дереворазрушающих грибов лесов лиственных формаций Бузулукского бора и лесостепных массивов области очень близки. При этом, локальные биоты лесов степной зоны, примыкающих к территории Бузулукского бора с юга и востока, заметно отличаются от биоты бора (сходство видового состава — 13—30 %). Таким образом, локальную микобиоту Бузулукского бора можно рассматривать в качестве "форпоста" зонального лесостепного микокомплекса, достаточно глубоко проникающего на юг в пределы степной зоны.

Указывая на высокое сходство биот дереворазрушающих грибов Бузулукского бора и лесостепных массивов области, отметим, что они далеко не идентичны. Во-первых, данные локальные биоты отличаются из-за присутствия в биоте бора видов, специализированных на деструкции древесины сосны. Во-вторых, в биоте ксилотрофных базидиомицетов бора присутствует ряд видов, которые связанны с лиственными формациями, однако не встречаются в лесах других районов области. По нашему мнению, причиной этого явления можно считать генезис биоты бора.

Возможно, лесные экосистемы Бузулукского бора можно рассматривать в качестве рефугиумов специфической биоты ксилотрофных грибов. Причем это касается не только сосняков, но и лесов лиственных формаций. Свидетельствами этого являются находки в бору ряда видов грибов, которые исходя из дизъюнкций их ареалов, можно отнести к реликтам. В частности, такими видами можно считать Piptoporus pseudobetulinus, Spongipellis spumeus, Steccherinum murashkinskyi, Trametes ljubarskyi. К.Е. Мурашкинский (1939, 1940) относил Piptoporus pseudo-betulinus и Steccherinum murashkinskyi к горно-таежным реликтам. Вывод о реликтовости Piptoporus pseudobetulinus можно сделать, основываясь на данных о его современном спорадическом распро-

странении в регионах Евразии и Северной Америки с повышенной и высокой континентальностью климата (Thorn, Kotiranta, Niemellä, 1990). Можно предположить, что ранее этот вид имел более широкое распространение, но позже, под влиянием изменившихся природных условий, произошла значительная дизъюнкция ареала. К.Е. Мурашкинский древность этого вида усматривал в том, что он встречается вместе со Steccherinum murashkinskyi, первые находки которого были сделаны только в Сибири. Позднее Т.Л. Николаевой (1961) были опубликованы данные о находках Steccherinum murashkinskyi на Дальнем Востоке (Уссурийский край), в Горьковской области В Казахстане этот вид был обнаружен С.Р. Шварцманом (1964) в Алма-Атинской, Кустанайской, Павлодарской областях.

Spongipellis spumeus и Trametes ljubarskyi могут быть отнесены к неморальным видам — реликтам хвойно-широколиственных лесов (Мухин, 1993). Spongipellis spumeus достаточно редко встречается в европейской части России (Бондарцев, 1953); гораздо шире представлен в лесах юга Дальнего Востока, а также в Северной Америке (Любарский, Васильева, 1975; Ryvarden, Gilberston, 1993). К.Е. Мурашкинский (1939) считал Spongipellis spumeus "атлантическим" иммигрантом. Н.Т. Степанова (1971) рассматривала этот вид в качестве реликта уральской биоты афиллофоровых грибов. Trametes ljubarskyi — термофильный вид (Tortic, 1987), известный из Средиземноморья, а также отмеченный на Дальнем Востоке (Любарский, Васильева, 1975; Ryvarden, Gilberston, 1993); имеются данные о единичных находках этого вида в европейской части России и в Киргизии (Бондарцев, 1953), что говорит о больших дизъюнкциях его ареала.

Боры Кваркенского района Оренбургской области являются остатками лесов, росших в Зауралье в голоцене (Чибилев, 1983). Эти леса произрастают на грубых песчаных почвах и продуктах разрушения гранитоидов. Большей частью это сложные и травяные сосняки (очень сухие и свежие боры, очень сухие и сухие сосновые субори) с признаками сильного остепнения и, отчасти, засоления, а также производные типы леса — в первую очередь березняки. Средний бонитет сосновых древостоев I,8.

Несмотря на то, что в биотах ксилотрофных грибов Заволжья и Зауралья имеется ряд общих видов, в той или иной степени специализированных на деструкции древесины сосны, сходство видового состава биот незначительно 0,33 (Сафонов, 1996). Это связано в первую очередь с неравновеликостью выборок.

В качестве обязательных участников биоты ксилотрофных базидиальных грибов, являющихся деструкторами древесины хвойных пород в Оренбургской области, следует рассматривать такие виды, как Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens, Fomitopsis pinicola, Lentinus lepideus, Trichaptum fusco-violaceum, виды рода Postia.

Таким образом, несмотря на отличия видового состава биот ксилотрофных грибов азональных лесных массивов области, есть ряд общих черт, в связи с чем выделение азональных микокмплексов ксилотрофных грибов нам кажется вполне оправданным.

**Интразональные микокомплексы.** Пойменные биотопы занимают особое место в ландшафтной структуре любой территории, так как их растительность является интразональным элементом. Повышенная влажность в поймах рек, ее колебания во времени, зависящие не столько от осадков, сколько от особенностей гидрологического режима, определяют многие характеристики этого типа экосистем и всех их компонентов, в том числе ксилотрофных грибов.

Как указывалось выше, в пойменом микокомплексе присутствуют пойменные стенобионты, доля которых составляет 14 %. Следует заметить, что с определенной точки зрения виды-стенобионты пойменных биотопов можно рассматривать в качестве эврибионтов, так как они встречаются во всех природно-климатических зонах области. Однако анализ специализации видов к обитанию в определенных типах биотопов позволяет выделять эти виды именно как стенобионты.

За счет существования пойменной растительности многие мезофильные виды дереворазрушающих грибов проникают на юг, в степную зону. К таким видам, в частности, относятся Daedalea quercina, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila, Laetiporus sulphureus, Spongipellis spumeus. Таким образом, пойменные биотопы выступают не только в качестве рефугиумов ряда видов (Мурашкинский, 1940), но и в качестве "экологических желобов" (Шварц, Данилов, 1972), обеспечивающих расселение некоторых видов ксилотрофных грибов вне зависимости от конкретных зональных условий.

Следовательно, наличие пойменных биотопов существенно искажает картину зонального распределения видов ксилотрофных грибов. Наиболее значимыми в этом плане являются поймы крупных рек, таких, как Урал. Сакмара, Илек, Самара, которые имеют хорошо сформированную пойменную растительность, занимающую значительные площади.

## Микогеографическое районирование Южного Приуралья

Сравнительный анализ видового разнообразия зональных и внезональных микокомплексов показывает, что, микокомплексы лесостепи и северной степи достаточно близки (рис. 24). Это определяется многими причинами. Во-первых, отличия в видовом составе древостоев лесостепи и северной степи не значительны. И в том и в другом случае большая часть лесов представлена дубравами, липняками, кленовниками и вязовниками. Во-вторых, само проведение точной границы между лесостепной и степной природно-климатическими зонами до сих пор является весьма проблематичным.

Наиболее спорным моментом в этом плане является само понимание лесостепи. Ряд авторов, в первую очередь — С.И. Коржинский (1891), указывая на зональный характер распространения лесостепи, не признавали ее зональной специфичности, считая территорией, на которой представлены разные стадии завоевания лесом степных пространств или обратного процесса.

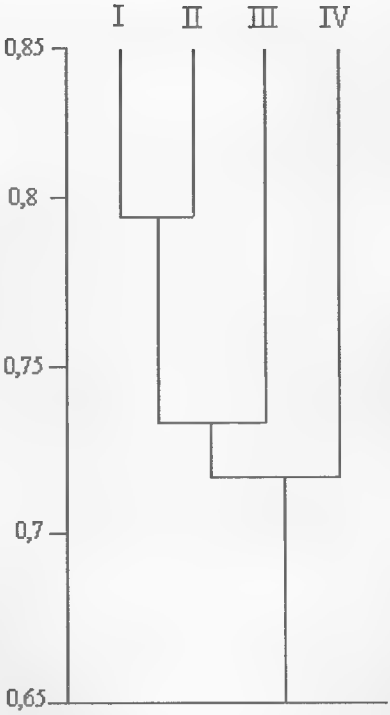
Л.С. Берг (1936) рассматривал лесостепь скорее как ландшафтное понятие, представляющее чередование лесных массивов с безлесными степными пространствами. В качестве самостоятельного образования лесостепь были склонны рассматривать И.К. Пачоский (1910), И.М. Крашенинников (1939), Е.М. Лавренко (1940), Ф.Н. Мильков (1950), Г.И. Дохман (1960).

Для ксилотрофных грибов, распространение которых зависит не только от фактора субстрата, но и от климатических показателей, очень важным является вопрос о климатической самобытности лесостепи. По данным Г. Вальтера и А. Борхиди (цит. по Демьянов, 1996), существуют яркие отличия лесостепи от лесной и степной зон в отношении климата На климадиаграммах лесостепной зоны всегда четко выделяется в конце лета непродолжительный сухой период, не приводящий, однако, к засухам, в отличие от степной зоны.

Некоторые отзвуки полемики по поводу лесостепи и ее границ проявляются и на региональном уровне. Так, сравнение карт природной зональности Оренбургской области Г.А. Русскина (Атлас Оренбургской области, 1993) и А.А. Чибилева (Энциклопедия "Оренбуржье", 2000) наглядно демонстрирует наличие ряда существенных отличий в проведении границ между лесостепной и степной зонами.

Мы сочли интересным сравнить границу между природно-климатическими зонами, проведенную по флористическим и

Рис. 24. Сходство видового состава микокомплексов.
*Комплексы*: I — лесостепной; II — северной степи; III — южной степи; IV — пойменный.




почвенным показателям с особенностями географического распространения комплексов ксилотрофных грибов. Для этого было проведено микогеографическое районирование территории области на основе подходов, разработанных ботаниками для флористического районирования. Поскольку мы имели дело с низшими уровнями районирования, в качестве основания для выделения районов использовались критерии сходства видового состава локальных микобиот (Толмачев, 1974; Шмидт, 1980).

В результате аналитических операций была получена микогеографическая карта Оренбургской области (рис. 25).

Схема микогеографического районирования выглядит следующим образом:

I. Лесостепной климатип.
1. Бугульминско-Белебеевский микогеографический раион
2. Верхнедемский микогеографический район.
3. Приуральский низкогорный микогеографический район.

II. Степной климатип.

IIa. Северный степной подтип.
4. Сыртовый микогеографический район.
5. Салмышский микогеографический район.

IIb. Южный степной подтип.
6. Чагано-Хобдинский микогеографический район.
7. Урало-Илекский микогеографический район.
8. Урало-Сакмарский микогеографический район.
9. Зауральский микогеографический район.

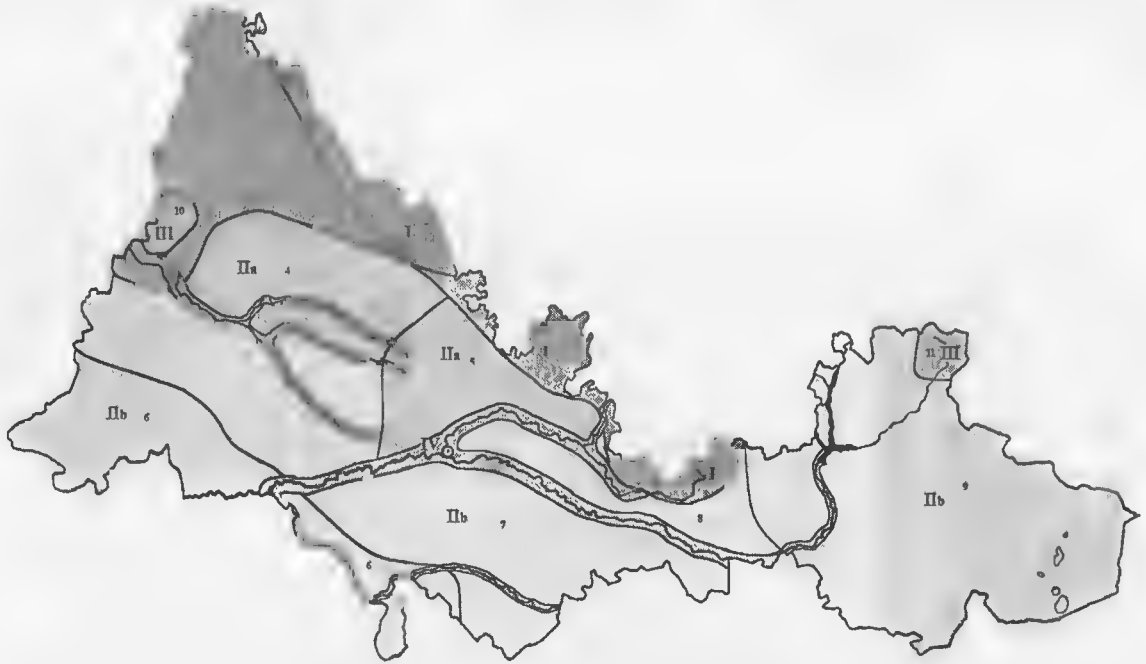



Рис. 25. Микогеографическая карта Оренбургской области

III. Азональные микокомплексы.

10. Бузулукский бореальный микогеографический район.

11. Зауральский бореальный микогеографический район.

IV. Интразональные микокомплексы.

Создавая данную карту, мы отдавали себе отчет, что проведение микогеографического районирования и выделение микогеографических районов исходя из распространения только ксилотрофных грибов не совсем правомерно. Однако, на наш взгляд, выявленные нами закономерности пространственной структуры микобиоты ксилотрофных грибов Оренбургской области можно с определенными оговорками экстраполировать на всю микобиоту территории. Мы считаем, что распространение как ксилотрофных, так и симбиотрофных и сапротрофных грибов в большой степени определяется влиянием субстратного и климатического фактора (в первую очередь — характеристиками древостоев). Соответственно, поскольку нами изучены закономерности влияния варьирования этих факторов на одну из экологических групп грибов, есть основание предполагать, что пространственное распределение сообществ других групп грибов не будет существенно отличаться от описанного нами.

При этом мы не отвергаем возможности внесения существенных изменений и дополнений в предложенную нами схему на основе проведения дальнейших исследований пространственной структуры микобиоты.

Таким образом, мы видим, что в западной части Оренбургской области (Заволжье) преобладает широтное варьирование характеристик биоты дереворазрушающих грибов. В Южном Приуралье и в Зауралье лучше выражено долготное изменение этих характеристик. Общую тенденцию изменения количественного и качественного состава микоценозов ксилотрофных грибов в рассматриваемом регионе можно сформулировать следующим образом: видовое разнообразие микоценозов сокращается в направлении с севера на юг и с запада на восток.

В целом пространственная структура группировок грибов является вторичной по отношению к распределению органического субстрата (Плотников, 1979) и третичной по отношению к климатическим факторам, которые во многом определяют видовой состав древостоев, который, в свою очередь, обеспечивает поступление субстрата.

## III.6. Функциональная структура

Функциональная структура сообществ ксилотрофных грибов может быть оценена через интенсивность выполнения ими своей экосистемной функции. Эта функция складывается из двух составляющих: участие в деструкции древесины и производство на этой основе биомассы самих грибов. Разумеется, наиболее важной (и наиболее изученной) считается роль грибов в разложении древесных остатков.

Одним из аспектов, определяющих специфику процессов разложения древесины, является структура взаимоотношений между видами внутри отдельного сообщества. Анализ этого типа структуры подразумевает учет наличия, выраженности и особенностей доминирования в сообществе, присутствие видов-кодоминантов, а также видов, составляющих ценорезерв сообщества.

Большое значение для анализа деструкционных процессов, происходящих в экосистемах, имеет не только качественный (видовой) состав ее компонентов, но и их количественные показатели. Из общего числа видов любого трофического уровня или сообщества в целом обычно лишь некоторые доминируют, т. е. имеют относительно большую значимость (численность, биомассу, продуктивность). Количественная сторона представленности различных видов ксилотрофных грибов в микоценозах является индикатором их экосистемной роли, т. е. позволяет выявить те виды, которые играют ведущую роль в процессе микогенной деструкции древесных остатков в данном биоценозе, являются доминирующими видами, слагающими ядро той или иной формационной микобиоты.

Выявление доминирующих видов в микоценозах ксилотрофных грибов затруднено по ряду причин: в первую очередь — из-за трудности учета их действительной численности в биоценозе, так как количественный учет производится по базидиомам, многие из которых подвержены быстрому разрушению насекомыми и другими экзогенными факторами. Кроме того, их численность не всегда соответствует роли данного вида в процессе разложения древесины в том или ином биоценозе. В.А. Мухин (1993) предложил использовать в качестве показателя значимости в биологическом разложении древесины положение данного вида в иерархической структуре численности видов, связанных с древесиной определенного вида древесного растения.

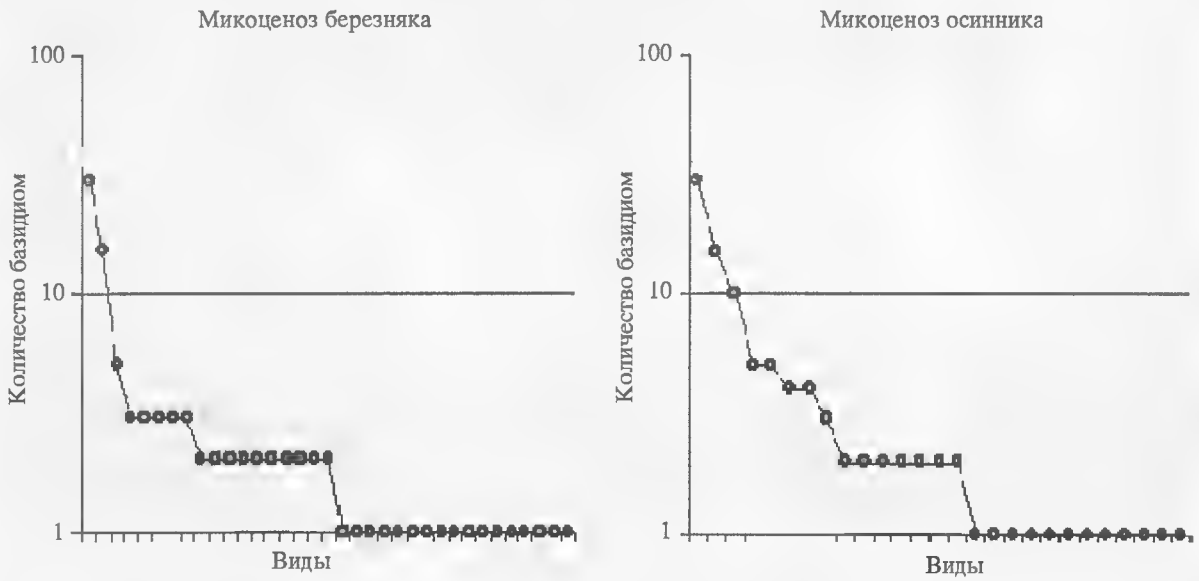



Рис. 26. Относительная значимость видов в микоценозах мелколиственных лесов Бузулукского района

Проведенный нами анализ численности видов дереворазрушающих грибов в микоценозах, как мы и предполагали, показал, что в большинстве случаев максимальную численность имеют один-два вида, а прочие характеризуются относительно низкой встречаемостью (рис. 26). Вполне естественно, что количество доминирующих видов деструкторов древесины в микоценозах Оренбургской области невелико. К ним относятся Trichaptum fusco-violaceum, Deadalea quercina, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila, Fomes fomentarius. Также можно выделить ряд видов — кодоминантов (табл. 21).

Данные, приведенные в табл. 21, позволяют утверждать, что комплекс доминантных видов в отдельных микоценозах формационных биот достаточно постоянен, однако относительная значимость каждого из этих видов зачастую заметно варьирует. Кроме того, по мере продвижения от лесов лесостепной к лесам степной зоны, концентрация доминирования видов возрастает.

Исходя из вышесказанного в биоте ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области можно выделить три комплекса доминирующих видов. Первый характерен для сосняков и сформирован Trichaptum fusco-violaceum и рядом других видов, таких как Lentinus lepideus и Mycoacia fuscoatra. Второй комплекс формирует Daedalea quercina при участии других стенотрофных "кверцетальных" видов. Третий комплекс образован Fomes fomentarius и имеет относительно сложную структуру (схема 3).

Сравнение комплексов доминантных видов ксилотрофных базидиомицетов в Оренбургской области и Западно-Сибирской равнины (Мухин, 1993) показывает, что такие виды, как Fomes fomentarius, Phellinus tremulae, Piptoporus betulinus, Trichaptum fusco-violaceum, являющиеся доминантами в Западной Сибири, сохраняют свои позиции и в сообществах дереворазрушающих грибов Южного Приуралья. Таким образом, ведущую роль в процессах деструкции древесины в лесах Оренбургской области и Западно-Сибирской равнины играют одни и те же широко распространенные виды. Это можно расценивать как свидетельство их значительной экологической пластичности.

Существует и ряд принципиальных отличий между комплексами доминантных видов микоценозов этих территорий. Так, в березовых лесах Западной Сибири Fomes fomentarius является

Таблица 21

**Доминанты и кодоминанты микоценозов ксилотрофных грибов различных лесов Южного Приуралья**

| Виды | Количество древесных остатков, на которых отмечен вид, %* | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| *Микоценозы дубрав* | | | | |
| Inocutis dryophila | 39,2 | 15,3 | 37,5 | 13,8 |
| Fomitoporia robusta | 7,1 | 11,9 | 50,1 | 1,8 |
| Daedalea quercina | 17,9 | 28,8 | 6,2 | 22,4 |
| *Микоценозы березняков* | | | | |
| Fomes fomentarius | 32,6 | 23,9 | 26,7 | 40,8 |
| Piptoporus betulinus | 3,3 | 11,9 | 13,2 | 2,0 |
| Cerrena unicolor | 3,3 | 7,1 | 3,2 | 9,2 |
| Stereum subtomentosum | 16,3 | 9,5 | 40,0 | 3,1 |
| *Микоценозы осинников* | | | | |
| Fomes fomentarius | 34,6 | 30,3 | 8,0 | 20,0 |
| Phellinus tremulae | 17,9 | 15,2 | 8,0 | — |
| Inocutis rheades | — | 13,6 | 8,0 | 10,0 |
| Trametes Trogii | 1,3 | 3,0 | 16,0 | 20,0 |
| *Микоценозы кленовников* | | | | |
| Fomes fomentarius | 33,2 | 10,4 | 16,0 | 6,7 |
| Stereum subtomentosum | 12,0 | 5,2 | 24,0 | 6,7 |
| Schizophyllum commune | 2,4 | 21,0 | — | 20,0 |
| *Микоценозы сосняков* | | | | |
| Trichaptum fusco-violaceum | 39,1 | — | 14,3 | — |
| Lentinus lepideus | 5,5 | — | — | 34,2 |
| Mycoacia fuscoatra | — | — | 52,4 | — |

*1 — лесостепная зона; 2 — леса южных отрогов Уральских гор; 3 — леса степной зоны; 4 — пойменные леса.

доминантным видом в широком диапазоне — от северной тайги до подтайги, однако в лесостепи уступает свое место Daedaleopsis confragosa. Этот вид часто встречается в микоценозах березняков Южного Приуралья, однако его относительная значимость в микоценозах невелика (2—5 %). В осинниках Западно-Сибирской равнины в пределах средней и южной тайги ведущую роль в микоценозах играет Phellinus tremulae, который лишь в подтайге отступает на второй план и сменяется Fomes fomentarius. В Оренбургской области этот вид отмечен практически во всех изученных микоценозах осинников (в 12 из 16), но его относи-

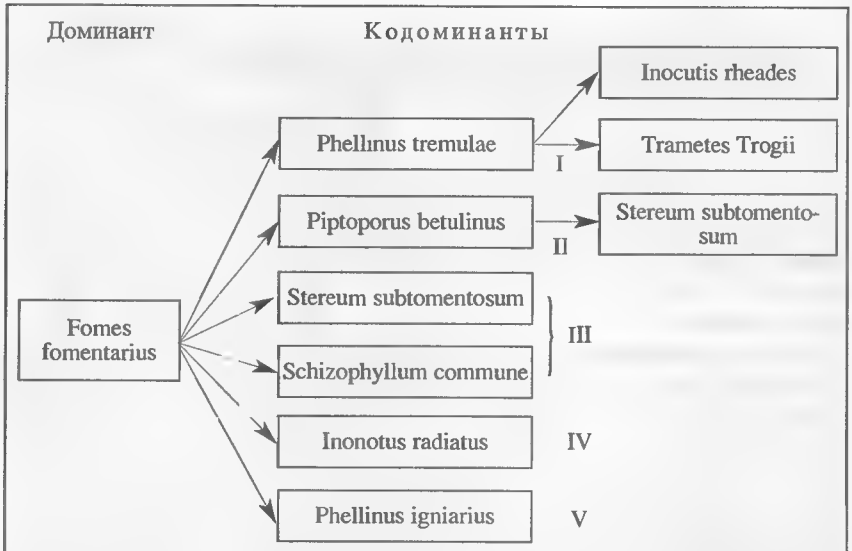



Схема 3. Структура комплекса доминирующих видов ксилотрофных грибов, образованного Fomes fomentarius в лесах Оренбургской области.
*Микоценозы:* I — осинников; II — березняков; III — кленовников, липняков, вязовников; IV — ольшаников; V — пойменных лесов.

тельная значимость невелика — 10—20 %. Причинами подобного варьирования состава видов, играющих ведущую роль в процессах деструкции древесины в лесах Западно-Сибирской равнины и Южного Приуралья, является географическое распространение некоторых активных видов, определяющееся их экологической пластичностью, а также упоминавшаяся выше сложность полевого определения объективной роли того или иного вида в микоценозе.

Значимость видов в сообществе может быть выражена с помощью индекса доминирования Симпсона (Одум, 1986)·

$$c = \Sigma(n_i/N)^2, \qquad (2)$$

где $n_i$ — число особей $i$-го вида в выборке объемом $N$.

Для микоценозов ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области характерны относительно невысокие показатели концентрации доминирования (средняя величина — 0,19; медиана — 0,17; варьирование от 0,08 до 0,42). По этому показателю они заметно уступают микоценозам Западно-Сибирской равни-

Таблица 22

**Концентрация доминирования в формационных биотах дереворазрушающих грибов Южного Приуралья**

| Зоны | Формационные биоты | | | |
|---|---|---|---|---|
| | березняков | клеиовников | дубияков | ольшаников |
| Лесостепная зона | 0,10 | 0,08 | 0,14 | 0,20 |
| Степная зона | 0,19 | 0,15 | 0,19 | 0,18 |
| Сухостепная подзона | 0,28 | — | — | — |
| Пойменные леса | — | 0,13 | 0,16 | 0,19 |
| Средний показатель Кд | 0,19 | 0,12 | 0,16 | 0,19 |

ны, для которых максимальное значение индекса Симпсона составляет 0,40, а в ивняках достигает 0,85—0,92 (Мухин, 1993).

Данный показатель испытывает значительные локальные изменения (табл. 22). Из полученных данных следует, что доминирование лучше выражено в сообществах деструкторов древесины лесов степной зоны.

При этом тенденции изменения показателей концентрации доминирования в лесах Оренбургской области достаточно хорошо согласуются с результатами сравнительного анализа этих показателей в экосистемах разных природных зон Западно-Сибирской равнины (Мухин, 1993). Рассмотрим в качестве модельного объекта микоценозы березняков, поскольку они наиболее широко распространены как на территории Западно-Сибирской равнины, так и в Южном Приуралье. В широтном градиенте в сообществах деструкторов древесины березняков происходит сначала снижение концентрации доминирования от лесотундры (0,22) к южной лесостепи (0,10), сменяющееся повышением к березовым лесам сухостепной подзоны (0,28), что вполне согласуется с принятым в экологии подходом к роли доминирующих видов в сообществах. Эта позиция подразумевает, что доминирование видов лучше выражено в сообществах, обитающих в средовых экстремумах (Одум, 1986).

Таким образом, в биоте ксилотрофных базидиомицетов Южного Приуралья присутствует ограниченное число видов, играющих ведущую роль в процессе биодеструкции. Уровень доминирования этих видов в широтном градиенте в большинстве случаев возрастает. Это связано с общим сокращением видового разнообразия сообществ дереворазрушающих грибов в степной зо-

не за счет элиминации видов с малой экологической пластичностью, что приводит в конечном итоге к снижению тактической устойчивости сообществ (Мухин, 1998).

### Особенности процессов деструкции древесины грибами в Южном Приуралье

Разложение древесины является сложным процессом, динамика которого определяется многими факторами. При этом многие аспекты функционирования лесных экосистем находятся в непосредственной зависимости от успешности данного процесса.

К настоящему времени накоплено определенное количество материалов, характеризующих скорость деструкции древесины в лесных экосистемах (Вакуров, 1974; Казанцева, 1970; Картавенко, Колесников, 1962; Мухин, 1977; Мухин, 1993; Степанова, Мухин, 1979), которые позволяют с определенной долей уверенности говорить о наличии тенденций варьирования характеристик этого процесса по типам леса и в широтном градиенте.

Ранее в южной части лесостепной и в степной зоне изучение процессов биодеструкции древесины практически не проводилось. Мы ставили задачу оценить интенсивность преобразования вещества и энергии в детритных пищевых цепях лесных экосистем Южного Приуалья как интегрального показателя стабильности и устойчивости этих экосистем, а также определить вклад дереворазрушающих грибов в деструкционные процессы.

**Сапротрофный и фитопатогенный пути деструкции древесины грибами**. В процессе биодеструкции древесины меняются физико-химические свойства самого субстрата и соответственно комплекс видов, обеспечивающих дальнейшее его разрушение. Исходя из того, какие виды грибов — сапротрофные или биотрофные — начинают процесс деструкции древесины, выделяют два пути биологического разрушения древесины: сапротрофный и фитопатогенный (Мухин, 1993).

Соотношение фитопатогенного и сапротрофного пути разложения древесины можно оценить через долю древесных остатков, разлагаемых базидиальными грибами, обитающими на вегетирующих древесных растениях. Как указывает В.А. Мухин (1993), наличие “скрытой гнили” у ряда экземпляров древесных растений не позволяет достоверно оценить численность подобных грибов в микобиоте, однако даже при этом условии общая тенденция соотношения численности ксилотрофных базидиомицетов, обитающих на вегетирующих деревьях и отмершей древе-

сине, проявляется достаточно явно. В биоте ксилотрофных базидиомицетов Южного Приуралья подавляющее большинство видов дереворазрушающих грибов (46,7 %) найдено только на валежной древесине. На вегетирующих растениях отмечено 16,6 % видов. При этом лишь 3,7 % от общего числа видов встречаются исключительно на вегетирующих деревьях.

В Оренбургской области к ксилотрофным грибам, способным поселяться на вегетирующих растениях, относятся Armillaria mellea, Fistulina hepatica, Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola, Ganoderma lipsiense, Heterobasidion annosa, Inocutis dryophila, Laetiporus sulphureus, Oxyporus populinus, Phellinus alni, Phellinus igniarius, Phellinus linteus, Phellinus tremulae, Porodaedalea pini. Некоторые виды, такие, как Abortiporus biennis, Daedalea quercina, Fomitoporia punctata, Piptoporus betulinus, Pleurotus ostreatus, Polyporus squamosus, Irpex lacteus, Trametes gibbosa, Trametes Trogii, изредка встречаются на живых деревьях, что позволяет рассматривать их как некротрофных паразитов, поражающих ткани дерева, ставшие мертвыми по иным причинам (бактериальное поражение, инфекция другого гриба, механическое повреждение).

Многие из видов ксилотрофных грибов, обитающих на вегетирующих древесных растениях, являются причиной значительных потерь деловой древесины. Особенности распространения и биологии этих видов (Heterobasidion annosa, Porodaedalea pini, Fomes fomentarius, Phellinus igniarius, Phellinus tremulae, Fistulina hepatica, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila) были описаны нами выше (см. раздел III.3).

**Пути деструкции древесины в лесах Южного Приуралья.** По мнению В.А. Мухина (1993), коррозионное и деструктивное разложение древесины представляет собой два пути микогенной деструкции, выделяемые “в пределах” сапротрофного и фитопатогенного направлений.

В лесных экосистемах Оренбургской области как сапротрофное, так и фитопатогенное разложение древесины идет и коррозионным и деструктивным путем. По количеству видов во всех лесных формациях деструктивный путь занимает подчиненное положение (схема 4). В ольшаниках и липняках отсутствуют сапротрофные ксилотрофные грибы, вызывающие бурую гниль; осинники, тополевники и кленовники отличаются отсутствием видов этого же физиологического типа, обитающих на вегетирующих древесных растениях. В биоте дереворазрушаю-


Схема 4. Представленность типов микогенной деструкции древесины в лесах Южного Приуралья

щих грибов вязовников грибы, вызывающие деструктивную гниль, вообще не отмечены.

В.А. Мухин (1993) считает, что в лесах Западно-Сибирской равнины в широтном градиенте соотношение между путями микогенного разложения древесины изменяется от лесотундры к лесостепи в пользу сапротрофного пути. В лесах Южного Приуралья в целом доля видов, реализующих фитопатогенный путь, составляет 23,8 %. В отдельных формационных микобиотах участие таких видов значительно ниже, например, в березняках доля видов, развивающихся на вегетирующих растениях, составляет 9,5 %. Эта величина сопоставима с материалами В.А. Мухина (1993) об изменении соотношения путей микогенной деструкции древесины березы в лесостепной зоне Западно-Сибирской равнины и является в определенной мере продолжением широтного градиента. Однако в других лесных экосистемах Оренбургской области значение видов, обеспечивающих фитопатогенный путь деструкции древесины, заметно выше и достигает 39,5 % в кленовниках, 42,9 % в ольшаниках, 50 % в ивняках. Таким образом, соотношение между сапротрофным и фитопатогенным путями микогенного разложения древесины в лесах Южного Приуралья и Западно-Сибирской равнины несколько отличается.

По мере продвижения от лесов лесостепной зоны к колочным лесам подзоны сухих степей в пределах Оренбургской области наблюдается тенденция к некоторому изменению участия видов ксилотрофных базидиомицетов, обитающих на вегетирующих древесных растениях (рис. 27).

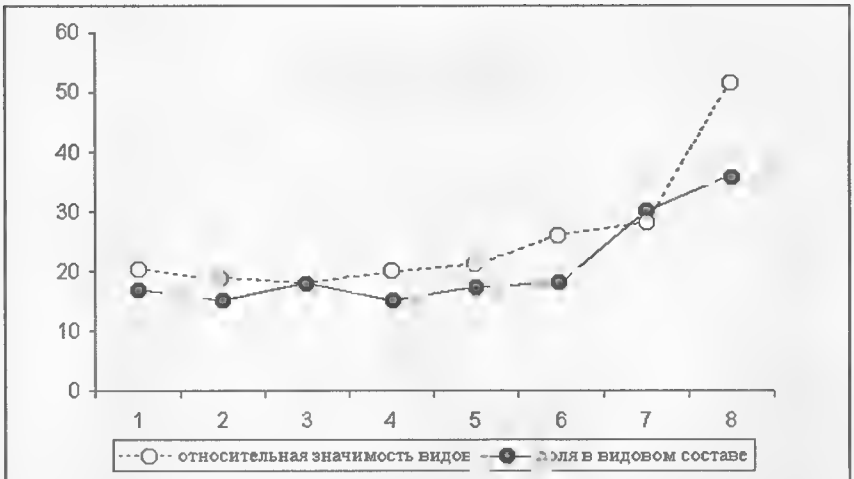



Рис. 27. Относительная и абсолютная значимость видов ксилотрофных грибов, обитающих на вегетирующих древесных растениях в микоценозах Южного Приуралья.
*Микоценозы*: 1, 2 — лесостепная зона; 3, 4 — южные отроги Уральских гор; 5 — возвышенность Общий Сырт; 6 — пойма р. Урал; 7, 8 — степная зона

Анализ соотношения числа видов, осуществляющих фитопатогенный и сапротрофный пути микогенного разложения древесины в лесных экосистемах Южного Приуралья, показывает, что во всех лесах, кроме ивняков, доля видов — сапротрофов заметно выше (табл. 23). В ивняках доли видов, обитающих на вегетирующих деревьях и валеже, равны.

Соотношение между количеством видов, реализующих различные пути микогенной деструкции древесины, подвержены и некоторым зональным вариациям (табл. 24). В микоценозах как лесостепной, так и степной зоны разложение древесины осуществляется преимущественно сапротрофными лигнинразрушающими грибами. Преобладание этих видов в микобиоте лучше выражено в степной зоне. Доля целлюлозоразрушающих видов, способных обитать на вегетирующих растениях в зональных микобиотах, примерно одинакова.

Как указывал В.А. Мухин (1993), наиболее существенное функциональное отличие сапротрофного и фитопатогенного путей разложения древесины заключается в том, что вследствие деятельности ксилотрофных грибов, заселяющих вегетирующие древесные растения, уменьшается продолжительность жизни де-

Таблица 23

**Соотношение путей микогенного разложения древесины в лесных формациях**

| Формация | Путь микогенной деструкции древесины* | |
|---|---|---|
| | Сапротрофный | Фитопатогенный |
| Сосняки | 36/90 | 4/10 |
| Дубравы | 23/63,9 | 13/36,1 |
| Березняки | 38/90,5 | 4/9,5 |
| Осинники | 38/88,4 | 5/11,6 |
| Кленовники | 23/60,5 | 15/39,5 |
| Вязовники | 23/85,2 | 4/14,8 |
| Липняки | 15/65,2 | 8/34,7 |
| Ольшаники | 16/57,1 | 12/42,9 |
| Тополевники | 20/64,5 | 11/35,5 |
| Ивняки | 10/50,0 | 10/50,0 |
| Всего: | 109/76,2 | 34/23,8 |

*Число видов: *числитель* — абсолютное, *знаменатель* — относительное

Таблица 24

**Соотношение между путями микогенного разложения древесины в лесах лесостепной и степной зон Южного Приуралья**

| Природная зона | Пути микогенной деструкции* | | | |
|---|---|---|---|---|
| | сапротрофный | | фитопатогенный | |
| | Л | Ц | Л | Ц |
| Лесостепная зона | 52/65,0 | 12/15,0 | 11/13,8 | 5/6,2 |
| Степная зона | 39/83,0 | 1/2,1 | 4/8,5 | 3/6,4 |

**Грибы*: Л — лигнинразрушающие; Ц — целлюлозоразрушающие; число видов: *числитель* — абсолютное, *знаменатель* — относительное.

ревьев и в результате ускоряется поступление веществ древесины в "цепи разложения" лесных биогеоценозов. То есть фитопатогенный путь ведет к интенсификации круговорота веществ в лесных экосистемах.

Тенденцию к возрастанию роли сапротрофного пути в широтном градиенте в Южном Приуралье можно интерпретировать как свидетельство увеличения времени консервации биофильных элементов в древесине от лесостепной к степной зоне.

**Скорость разрушения древесных остатков ксилотрофными грибами.** На интенсивность процесса разложения древесины влияют как экологические особенности грибов (в частности ферментовооруженность видов), так и физико-химические особенности древесины, гидротермические условия местообитаний. Внешне изменения этих факторов проявляются в формировании в определенных типах леса сообществ деструкторов, специализированных на разложении древесины преобладающих видов древесных растений, а также варьировании скорости процесса деструкции по типам леса и в широтном градиенте.

Для изучения процессов минерализации древесины в лесах Южного Приуралья нами применялась методика Т.Н. Степановой и В.А. Мухина (1979). С этой целью были взяты по 50 образцов древесины сосны, дуба, березы, осины, клена, липы длиной 20 см и толщиной 1—3 см, приготовленные из растущих ветвей. Образцы взвешивали. Контрольную партию (15 шт.) высушивали при температуре 104° в течение 12 ч и определяли абсолютно сухой вес. Опытную партию помещали на подстилку. По истечении 3 лет образцы изымали, высушивали в сухожаровом шкафу и взвешивали. Проводилось определение видового состава грибов по наличию плодовых тел, изменение свойств древесины (цвет, растрескивание и др.), а также оценка распада древесины по убыли сухого веса образцов.

Вследствие незначительности срока проведения эксперимента в большинстве случаев плодовые тела грибов на образцах не сформировались (лишь на одном образце древесины дуба развилась базидиома Datronia stereoides, на одном образце древесины сосны — Postia hibernica). У подавляющего числа образцов была отмечена белая гниль. Только образцы древесины сосны имели признаки деструктивной гнили, выражавшиеся в изменении окраски и структуры древесины (кубическое растрескивание). Изменение окраски было отмечено и у двух образцов древесины клена, однако отсутствие плодовых тел не позволило диагностировать вид гриба, производящего гниение.

Значительное количество (17,6 %) образцов имело признаки повреждения насекомыми (особенно образцы древесины клена и дуба — 31 и 29 % соответственно). Исходя из этого можно сделать вывод, что энтомофауна играет заметную роль в процессе биодеструкции древесины в области, однако ведущая роль, по-видимому, принадлежит все же грибам.

Таблица 25

**Скорость разложения веточного отпада в лесах Оренбургской области (потеря массы за трехлетний пернод), *n* = 35**

| Древесина | Потеря массы, % | |
|---|---|---|
| | $\bar{X}$±m | Lim |
| Pinus silvestris | 61,95±0,7 | 39,8—84,1 |
| Betula pendula | 31,7±1,6 | 2,5—66,1 |
| Populus tremulae | 22,0±2,5 | 0,17—48,8 |
| Quercus robur | 13,9±0,9 | 1,17—13,8 |
| Tilia cordata | 10,2±1,2 | 2,3—52,3 |
| Acer platanoides | 9,8±0,7 | 1,97—16,1 |

Таблица 26

**Скорость разложения древесины в зональных лесах (потери массы за трехлетний период; *n* = 35)**

| Древесина | Потеря массы, % | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Pinus silvestris | 28,5±1,7 | 32,2±2,1* | 19,8±1,2 | 62,6±0,7 |
| Betula pendula | 33,2±2,3 | 32,8±3,0* | 28.2±1.3 | 31,7±1,6 |
| Populus tremulae | 38,2±1,6 | — | — | 22,0±2,5 |
| Tilia cordata | 62,8±1,4 | — | — | 10,2±1,2 |
| Acer platanoides | — | — | — | 9,8±0,7 |

*Зональные леса*: 1 — южно-таежные темнохвойные Западно-Сибнрской равнины; 2 — Притобольские лесостепные колки (Мухин, 1993); 3 — леса Ильменского заповеднка (Степанова, Мухин, 1979); 4 — леса Оренбургской области; * — данные за четырехлетний период наблюдения.

Полученные нами данные показали, что в лесных экосистемах Оренбургской области наблюдается изменение скорости деструкции древесины в зависимости от ее принадлежности к тому или иному роду древесных растений. Максимальная скорость разрушения характерна для веточного отпада сосны и березы, наименьшая — для отпада клена (табл. 25). При этом для образцов сосны и березы было характерно наиболее широкое варьирование показателей скорости разложения.

Сравнение полученных нами данных с аналогичными материалами из других регионов (табл. 26) показало наличие существенных отличий в скорости деструкции древесных остатков в различных зональных типах лесов. От зоны к зоне относитель-

но постоянной остается скорость разложения древесины березы и осины. Однако, анализируя средние величины скорости разложения древесины рассматриваемых пород, можно наблюдать тенденцию к увеличению времени, необходимого для разложения древесины от южно-таежных темнохвойных лесов Западно-Сибирской равнины к остепненным лесам Южного Приуралья.

Экстраполяция полученных данных о скорости деструкции древесины различных древесных растений в Южном Приуралье на определенный временной промежуток позволила нам рассчитать продолжительность процессов деструкции веточного отпада. За конечный уровень деструкции принималась 80 % потеря первоначальной массы древесины (Мухин, 1993).

Согласно нашим расчетам, средняя продолжительность процесса утилизации древесины основных древесных растений в Оренбургской области составляет 10,3 года. При этом полное разложение древесины лиственных растений происходит несколько медленнее (за 11,6 года). Наиболее быстрое разложение характерно для веточного отпада сосны, которое происходит за 3,9 года. Процесс деструкции древесных остатков березы требует несколько большего времени — 6,8 лет (рис. 28). Полученные данные согласуются с материалами исследований, проведенных В.А. Мухиным в Западной Сибири — расчетная продолжительность процесса разложения древесины лиственных пород в подтайге 10, в лесостепи 11 лет (Мухин, 1993).

Особенности разложения древесины в лесах Оренбургской области, отмеченные нами в эксперименте, являются лишь некоторым частным случаем, который можно только с большой осторожностью экстраполировать на всю территорию области. В первую очередь это связано с тем, что все серии эксперимента были заложены в пределах лесостепной зоны. Таким образом, полученные данные характеризуют некоторые особенности биодеструкционных процессов в лесах региона, но не отражают специфику процессов разложения древесины в лесах степной зоны.

В целом несмотря на снижение видового богатства увеличение показателей концентрации доминирования в микоценозах дереворазрушающих грибов от таежной зоны Западно-Сибирской равнины к лесостепной зоне Южного Урала микобиота рассматриваемой территории обладает необходимой устойчивостью к неблагоприятным климатическим условиям лесостепной и степной зон Южного Приуралья и выполняет свои экосистемные функции.

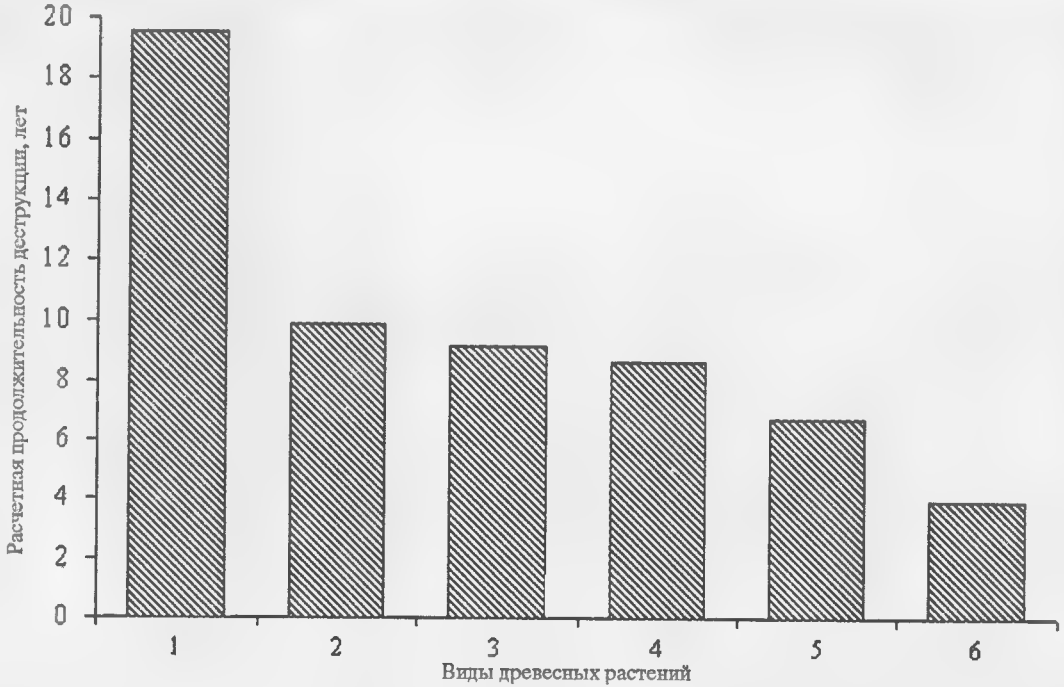



Рис. 28. Расчетная продолжительность процессов разложения веточного отпада в лесах Оренбургской области. *Виды древесных растений*: 1 — Acer platanoides L; 2 — Populus tremulae L., 3 — Quercus robur L., 4 — Tilia cordata Mill.; 5 — Betula pendula Roth.; 6 — Pinus sulvestris L.

Отдавая должное применяемому методу определения скорости разложения древесных остатков, мы вынуждены отметить наличие неизбежных неточностей при его применении. Основной минус данной методики заключается в следующем. Взвешивая опытные образцы после эксперимента, мы получаем данные не о чистом весе древесины, что не позволяет делать точные выводы об изменении ее массы и, соответственно, интенсивности процесса деструкции. Получаемая нами итоговая масса складывается из двух составляющих: массы оставшейся древесины и массы мицелия, находящегося в субстрате:

$$M_{Si} = M_{Wi} + M_{mi}, \tag{3}$$

где $M_{Si}$ — итоговая масса образца на $i$ год эксперимента; $M_{Wi}$ — масса недеструктурированной древесины по состоянию на $i$ год эксперимента; $M_{mi}$ — масса мицелия, в образце на $i$ год эксперимента.

Соответственно, формула для вычисления скорости деструкции должна выглядеть следующим образом:

$$V_D = \frac{M_{Si} - M_{mi}}{M_{So}} \cdot 100\,\%, \tag{4}$$

где $V_D$ — скорость деструкции в процентах; $M_{So}$ — исходная масса образца древесины.

Таким образом, представленные выше результаты эксперимента дают общее представление об интенсивности процессов деструкции, и полученные данные с разных субстратов вполне сравнимы. Но истинная картина микогенного разложения древесины остается не выясненной, и соответственно величина продукции ксилотрофных грибов — заниженной.

### Продуктивность ксилотрофных грибов

Оценка продукционных характеристик и функциональных особенностей базидиальных грибов, в том числе дереворазрушающих, в основном осуществляется с помощью учета их видового состава в том или ином биогеоценозе. Однако понятие количества видов и биомассы плодовых тел отождествлять нельзя. Колебания биомассы в многолетней динамике достигают огромных величин и выражены гораздо резче, чем в случае с количеством видов (Бурова, 1986). Отсутствие выраженной корреляции меж-


Схема 5. Расход веществ микогенного разложения древесины
По материалам Т.Н. Степановой, В.А. Мухина (1979)

ду видовым богатством и биомассой грибов в определенном биотопе вытекает из многолетних флуктуаций численности плодовых тел, а также из дисперсии масс базидиом грибов разных видов.

Ксилотрофные грибы обладают максимальной стабильностью видового состава, так как они обладают многолетним мицелием, который не испытывает в силу своего пространственного положения таких резких колебаний температуры и влажности, как мицелий грибов других экологических групп. Кроме того, ксилотрофы имеют специфические адаптивные приспособления для перенесения неблагоприятных условий (Бурова, 1986).

Общая картина процесса распределения веществ при разложении древесины схематически представлена на схеме 5.

Вещества, ассимилируемые грибами в процессе деструкции древесины, составляют около 97 % от исходной массы древеси-

ны. Оставшиеся 3 % составляют органические вещества, вымываемые в почву. В среднем около 70 % ассимилированных веществ затрачивается грибами на энергетический обмен, а примерно 20 % — на конструктивный обмен. Расход веществ на конструктивный обмен включают в себя затраты на рост мицелия; на образование, рост и функционирование плодовых тел.

Традиционным методом учета оценки продуктивности грибов-макромицетов является учет массы их плодовых тел. Обычным объектом оценки продуктивности являются симбиотрофные и сапротрофные грибы, плодовые тела которых имеют пищевую ценность, в то время как общая продуктивность ксилотрофных грибов остается практически не изученной. Это, по-видимому, определяется тем, что плодовые тела данных базидиомицетов представляют малую утилитарную (ресурсную) ценность для человека. Однако такие данные могут и должны стать важным инструментом контроля состояния микоценозов и вмещающих их лесных экосистем.

Исследования продуктивности плодовых тел ксилотрофных грибов были предприняты нами в лесу на г. Лушная в окрестностях с. Ташла Тюльганского района в 1994—2002 гг. (ниже анализируются данные за 1998 г., как наиболее полные и типичные). На маршрутах производился сплошной учет плодовых тел дереворазрушающих грибов в 5-метровой полосе. Для каждого образца отмечалась родовая принадлежность и состояние субстрата. Из каждого плодового тела мы брали образец объемом 1—5 см$^3$. Образцы взвешивали, затем высушивали в сухожаровом шкафу при температуре 104° в течение 2 ч. Высушенные образцы взвешивали для оценки воздушно-сухой массы. Далее рассчитывалась относительная влажность плодовых тел на маршруте и количество воды, содержащейся в базидиомах.

Использованная нами методика может показаться на первый взгляд излишне трудоемкой, однако измерение не целых базидиом, а их частей позволяет решить ряд прикладных задач. Во-первых, нами была создана система мониторинга микоценозов ксилотрофных грибов. В ходе мониторинговых исследований учитывался качественный и количественный состав грибов, а также масса их плодовых тел. Мы предположили, что ежегодное изъятие всех плодовых тел (особенно многолетних) на маршрутах могло существенно повлиять на результаты учета продуктивности и представленности видов грибов в следующие годы. Применение нашей методики позволило “обойти” эту проблему, по-

скольку частичное изъятие массы плодового тела вряд ли способно оказать существенное отрицательное влияние на общее функционирование базидиомы. Есть также еще один аргумент в пользу применения предложенной нами методики: взвешивание, транспортировка и сушка крупных, многолетних плодовых тел весьма затруднительны.

В результате анализа массы базидиом разных видов ксилотрофных грибов мы пришли к выводу, что наибольшая биомасса плодовых тел производится Fomitopsis pinicola несмотря на сравнительно небольшое количество учтенных плодовых тел. В то же время Fomes fomentarius, представленный на маршруте 62 плодовыми телами, имеет гораздо меньшую суммарную биомассу (табл. 27). Наибольшая влажность плодовых тел была отмечена у Crepidotus mollis (96,9 %), Bjerkandera adusta (93,1 %), наименьшей обладают плодовые тела Datronia stereoides.

Средняя влажность плодовых тел — 67,2 %, медиана — 69,4. Средняя масса базидиом составила 203,38 г, в то время как медиана равна 28,25 г. Таким образом, бóльшую часть общей биомассы плодовых тел грибов на трансекте формируют виды с крупными (чаще всего — многолетними) плодовыми телами, однако большинство видов имеют мелкие плодовые тела.

Анализ распределения показателей вторичной продуктивности по субстратам показал, что наибольшая биомасса плодовых тел образуется на древесине вяза и клена, а наименьшая — на древесине дуба (табл. 28). Относительно низкая масса плодовых тел на древесине березы скорее всего обусловлена малой встречаемостью этого рода древесных растений в пределах маршрутов исследований

Самая высокая относительная влажность плодовых тел характерна для базидиом, образующихся на древесине клена и березы, наименьшая — на древесине вяза и липы.

На самом деле изучение массы плодовых тел грибов — только одна из сторон продуктивности — урожайность. Данный показатель имеет большое прикладное значение, например при оценке ресурсов съедобных видов грибов, однако он далеко не полностью отражает изменение биомассы грибов в экосистемах. Исследования показывают, что в подавляющем большинстве случаев масса мицелия, находящегося в субстрате, значительно выше, чем масса плодовых тел, образующихся на нем (Бурова, 1984). Это соотношение заметно варьирует у разных экологических групп грибов. Так, по данным Л.Г. Буровой (1971, 1976,

Таблица 27

**Характеристики базидиом некоторых ксилотрофных грибов**

| Виды | Количество базидиом | Общая биомасса, г | Средняя масса базидиом, г | Влажность, % |
|---|---|---|---|---|
| Bjerkandera adusta | 9 | 658,5 | 73,2 | 93,1 |
| Cerrena unicolor | 5 | 172,2 | 34,5 | 43,2 |
| Datronia stereoides | 3 | 20,8 | 6,9 | 3,3 |
| Daedalea quercina | 1 | 231,8 | 231,8 | 54,3 |
| Fomitopsis pinicola | 44 | 110836,2 | 2519,0 | 45,0 |
| Fomes fomentarius | 62 | 17959,7 | 289,7 | 62,4 |
| Ganoderma lipsiense | 4 | 1168,8 | 292,2 | 68,8 |
| Irpex lacteus | 4 | 113,0 | 28,3 | 88,2 |
| Polyporus squamosus | 10 | 3920,7 | 392,1 | 84,2 |
| Phellinus igniarius | 4 | 977,4 | 244,4 | 43,6 |
| Trametes versicolor | 1 | 113,4 | 113,4 | 52,6 |
| Tyromyces chioneus | 6 | 21,3 | 3,5 | 70,1 |

Таблица 28

**Варьирование массы плодовых тел дереворазрушающих грибов по субстратам**

| Древесина | Количество видов | Количество плодовых тел | Общая биомасса, г | Влажность, % |
|---|---|---|---|---|
| Quercus robur | 7 | 14 | 800,3 | 68,87 |
| Acer platanoides | 16 | 64 | 10286,17 | 87,05 |
| Ulmus laevis | 13 | 70 | 115370,53 | 39,47 |
| Tilia cordata | 9 | 38 | 8066,91 | 45,03 |
| Betula pendula | 3 | 32 | 1761,04 | 77,56 |

1984), на 1 г массы подстилочных сапротрофов приходится 62,6 г массы абсолютно сухого веса мицелия. Для грибов-симбиотрофов это соотношение равно 1:154 (Fogel, Hunt, 1979).

Заметим, что методика определения соотношения массы мицелия и плодовых тел до сих пор разработана недостаточно, в связи с чем отсутствует возможность получения точных данных по общей продуктивности отдельных видов грибов и их сообществ.

При попытке определить массу мицелия дереворазрушающих грибов, содержащегося в субстрате в нативных условиях возникают множество проблем, как методического, так и технического плана Одна из таких проблем состоит в том, что

каждая единица субстрата заселяется комплексом видов дереворазрушающих грибов, которые отличаются по своим характеристикам (содержание веществ, дыхание, продуктивность). Соответственно, при такой косвенной оценке массы мицелия дисперсия свойств была бы очень велика и результаты нерепрезентативны.

На наш взгляд, можно получить приближенную оценку общей продуктивности ксилотрофных грибов исходя из общей схемы распределения веществ микогенной деструкции древесины. При этом общая продуктивность грибов за время $i$, включающая массу мицелия и плодовых тел, может быть вычислена по формуле:

$$P_{\Sigma} = (K_c \cdot V_D \cdot M_{Wi} \cdot i)/100, \qquad (5)$$

где $P_{\Sigma}$ — общая продуктивность комплекса видов грибов на субстрате за время $i$; $V_D$ — скорость деструкции древесины, вычисляемая по формуле 4; $M_{Wi}$ — масса древесины, разложенной грибами за время $i$; $K_c$ — коэффициент, отражающий долю затрат грибов на конструктивный обмен.

В частности, для Южного Приуралья может быть использован коэффициент — 0,2, который соответствует 20 % вещества, ассимилированного грибами при деструкции древесины. При варьировании доли затрат на конструктивный обмен от 16 до 38 % (см. схему 5) мы предлагаем использовать данную величину коэффициента, поскольку в условиях резкоконтинентального климата Южного Приуралья затраты грибов на энергетический обмен будут высоки, что, соответственно, снизит долю веществ, идущих на рост мицелия.

Для получения данных, требующихся для решения приведенных уравнений, необходимо проведение серии многолетних экспериментов, которые позволят создать реальную картину функционирования сообществ дереворазрушающих грибов. Используя выведенные нами уравнения, можно будет получить точные данные о вкладе ксилотрофных грибов в общую продукцию лесных экосистем региона, оценить их ресурсный потенциал, значимость массы плодовых тел как индикатора продуктивности дереворазрушающих грибов.

# Глава IV

# ДИНАМИКА СТРУКТУР СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ

Все характеристики экосистем и отдельных сообществ варьируют не только в пространстве, но и во времени. Эти закономерные смены затрагивают наравне с видовой все прочие типы структуры сообществ. Соответственно, сукцессии можно рассматривать как временную, динамическую структуру сообществ. В то же время динамическая структура характеризует тенденции изменения других типов структур во времени.

Сукцессия — это направленный процесс последовательных смен состояния системы, при котором идет формирование относительно равновесного режима функционирования и снижается потенция к дальнейшему развитию под действием внешних и внутренних факторов (Тишков, 1994). В результате сукцессии достигается адекватность системы со средой за счет формирования цепи последовательных изменений сообществ, идущих через трансформацию структуры системы. По сути сукцессия интегрирует толерантность определенных ценопопуляций (их членов) и устойчивость ценотических группировок (синузий, парцелл), и коннекса всего сообщества (опосредованного трофическими и информационными взаимодействиями) к действию факторов среды, которые по каким-то параметрам выходят за рамки обычного воздействия среды (Мовчан, 1982). В то же время сукцессия — это и индикатор изменения условий среды. Поскольку она является адаптивной трансформацией структуры сообщества, а последняя определена выше как совокупность элементов системы, для которой указан способ организации (размещение и коннекс), то, очевидно, параметры структуры могут являться показателями прохождения сукцессии.

С точки зрения теории информации, сукцессия является процессом аккумуляции информации с постоянным стремлением к низкой скорости возрастания энтропии (Нагель, 1976). Этот процесс вызывает энергетические и, как следствие, структурные из-

менения в пределах биоценозов. Реально существующие структурные элементы являются носителями энергии и следовательно также базой для получения информации. Структура биоценоза в целом составляет больший пул информации, чем индивидуальные элементы. В результате сукцессии образуется система, по отношению к которой среда как источник информации менее важна, чем в начале сукцессии. То есть полученная информация используется для того, чтобы блокировать любые дальнейшие экологические воздействия насколько возможно. Сложность биоценозов представляет тип реакции как на развитие условий среды, так и на условия, которые ожидаются в ближайшем будущем.

Собственно сукцессионная изменчивость экосистем в частности растительности, — универсальное свойство, обеспечивающее становление и восстановление биоты. Оно сопровождает практически все многолетние преобразования экосистем.

Термин "сукцессия", предложенный Тенсли, применяется для определения процессов трансформации фитоценоза, происходящей под влиянием природного (процессы сингенеза, эндоэкогенеза, гологенеза) или искусственного (лаборогенные сукцессии) фактора (Александрова, 1964, 1969). Несколько иная схема сукцессии предлагалась В.Н. Сукачевым (1975), который различал сукцессии эндодинамические (сингенез, экогенез, филогенез) и экзодинамические (климатогенные, эдафогенные, зоогенные, антропогенные). Р. Уиттекер (1980) различает сукцессии автогенетические и гологенетические (эндоэкогенетические, экзо-, эндоэкогенетические). В.Б. Логгинов (1982), различая макро- (на уровне ландшафта), мезо- (на уровне фации) и микросукцессии (замещение видов), указывает в качестве одного из факторов, определяющих микросукцессии, почвоутомление. На аллелопатический фактор как одну из причин экологических сукцессий указывали также другие исследователи (Уиттекер, 1980; Баранецкий и др., 1982). В.Г. Карпов (1982) считает, что в основе перестройки видового состава и строения сообществ в экологических рядах ("пространственная" сукцессия) градиентных изменений факторов среды лежит избирательная элиминация и замещение. Суточные, сезонные, флуктуационные, возрастно-структурные (фитохроноспектральные), микроэволюционные изменения фитоценосистем — проявления их динамики, изменения же, связанные со сменой растительного покрова в хроно-хорологическом отношении, объема вещественно-энергетических потоков явля-

ются сменами фитоценосистем. Признаками прогрессивного развития фитоценосистем являются увеличение количества вещества и энергии, вовлекаемых фитоценозом в круговорот, увеличение объема информации в фитоценозе (Александрова, 1964), усложнение фитоценоза, его мезофитизация, увеличение его производительности, преобразование среды (Быков,1957). Р.Уиттекер (1980) отмечает, что в ходе сукцессии обычно происходит прогрессивное развитие почвы (возрастание глубины, содержания органического вещества и дифференциация почвенных горизонтов), увеличение высоты, биомассы и ярусного расчленения сообщества, возрастание запаса элементов минерального питания в почве и в растениях, возрастание продукции, повышение автономности фитоклимата, рост видового разнообразия, осцилляция значимости отдельных популяций вдоль градиента времени, возрастание сообщества устойчивости. Однако эти процессы характеризуют далеко не все сукцессии.

Особый тип сукцессии представляют собой демутации — изменения растительности после прекращения действия разрушающего фактора (восстановление первичных сообществ, восстановительные смены — Алехин, 1944; Морозов, 1949). Процесс, обратный сукцессионному, предлагается называть ретрогрессией (Александрова, 1964). К такого рода процессам можно, например, отнести синантропизацию (Falinsky, цит. по: Абрамчук, Горчаковский, 1980), сопровождающуюся обеднением флористического состава, заменой аборигенных видов инорайонными, стенотопных — эвритопными, эндемичных — космополитными. В качестве индикаторов ряда ретрогрессий (рекреационную дигрессию) Н.П. Жижиным (1975) предлагается использовать флористический состав, проективное покрытие, жизненность ценопопуляций; промышленной (газодымовой) дигрессии — флористический состав и набор жизненных форм по Раункиеру (Добровольский, 1975).

## *IV.1. Сукцессии грибных сообществ*

Традиционным объектом изучения сукцессий являются растительные сообщества (смены состава фаунистических сообществ изучены значительно хуже).

Однако в течение многих лет значительное внимание уделяется также исследованиям сукцессий грибов и других организмов на древесине в процессе ее разложения.

Дереворазрушающие грибы инициируют комплексную сукцессию организмов на бревнах и сухостойных деревьях, которые идут от сапротрофных микроорганизмов, поражаемых растений и их микоризных грибов, травоядных и грибоядных животных к хищникам (Maser et al., 1988). Существует ряд работ, посвященных экологическим аспектам сукцессий комплексов редуцентов на древесине и стадийности данных процессов (Арефьев, 1998; Бурова, 1986, 1988; Мухин, 1993; Мухин, Степанова, 1979, 1983; Стороженко и др., 1992; Степанова, Мухин,1979; Частухин, 1945; Частухин, Николаевская, 1953, 1969; Юпина, Мусин, 1985; Boddy, Watkinson, 1995; Fryar et al., 2000; Hennon, 1995; Hudson, 1991; Knogge, 1996; Maser et al., 1988; Rayner, Hedges, 1982; Shigo, 1975; Uju et al., 1980). Многочисленные исследования посвящены изучению смен видового состава грибов-деструкторов на разных субстратах (Мухин, 1977; Николаевская, Частухин, 1945; Сафонов, 2001, 2001а; Солдатова, 1988; Ставишенко, 2000; Andersson,1997; Boddy et al., 1987; Chapela et al., 1988; Gricius et al., 1999; Hirst et al., 1994; Lange, 1986; Runge, 1982).

Заметим, что есть несколько принципиальных отличий между сукцессиями растительными и грибными, четко разграничивающих эти процессы.

Во-первых, это касается субъекта сукцессии. В фитоценологии субъектом сукцессии является растительное сообщество. Однако в отношении грибов в качестве субъекта сукцессии следует в первую очередь рассматривать микоценоячейку в трактовке В.А. Мухина (1988), т. е. отдельную единицу субстрата, которая подвергается разложению и на которой, соответственно, и происходит сукцессия. В связи с разными размерами единиц, затрагиваемых сукцессиями, далеко не все аспекты динамики растительных сообществ переносимы на грибные сообщества.

Во-вторых, грибы отличаются от растений стратегией колонизации субстрата. Они могут не только поселяться на субстрате, имеющем характеристики, соответствующие их экологическим свойствам, но и активно изменять субстрат, тем самым подготавливая "плацдарм" для своей дальнейшей инвазии. Другими словами, речь идет о сапротрофных и биотрофных видах. Мы намеренно не называем альтернативную сапротрофной стратегию поражения субстрата паразитической, так как среди базидиальных ксилотрофных грибов истинных паразитов нет, и могут быть выделены виды, обитающие на валеже (собственно сапротрофы) и на живых деревьях (биотрофы).

Соответственно такому делению ксилотрофных грибов, их сукцессии можно разделить на две группы (Käärik, 1974):

1. Сукцессии, начинающиеся с поражения живого дерева.
2. Сукцессии на мертвой древесине.

Исходя из этого В.А. Мухин (1993) выделяет два пути биологического разрушения древесины: фитопатогенный и сапротрофный.

Одним из важных показателей хода сукцессии является ее стадийность. Она определяется набором фаз развития, которые выявляются по контрастности режимов функционирования и физиогномии формируемых сообществ. В зональном ряду экосистем с возрастанием экстремальности среды наблюдается сокращение числа стадий вплоть до их редукции в полярных пустынях и в некоторых аридных регионах. Здесь "климакс" начинает формироваться "сразу" (Тишков, 1984, 1986а, б, 1994). Число стадий сукцессии для нелесных экосистем обычно 2—3, а для лесных 4—5.

В сукцессиях грибов на древесине выделяют 3 стадии, каждая из которых отличается комплексом грибов (Частухин, 1945). При этом внутри каждой из стадий также отмечается изменение видового состава (Горшин, 1953). Существуют некоторые особенности стадий, зависящие от того или иного пути микогенной деструкции древесины.

Деструкция древесины по сапротрофному пути начинается с заселения древесины сумчатыми и несовершенными грибами. Вторая — базидиальными дереворазрушающими грибами, главным образом трутовыми. Третья стадия разложения древесины протекает под влиянием подстилочных сапротрофов и является самой продолжительной. При этом сумчатые и несовершенные грибы утилизируют самые доступные вещества древесины (Частухин, Николаевская, 1945; Wilcox, 1970); базидиальные трутовые грибы способны активно разрушать лигнин и целлюлозу; подстилочные сапротрофы, действующие в третьей стадии процесса, по-видимому, разлагают самые прочные древесные ткани (Частухин, Николаевская, 1945).

В случае если процесс деструкции древесины идет по фитопатогенному пути, в зависимости от изменения состава грибов можно выделить следующие три стадии: I стадия — паразиты, т. е. виды, образующие плодовые тела на вегетирующих древесных растениях (это могут быть и базидиомицеты); II стадия — дереворазрушающие грибы, базидиальные сапротрофы;

III стадия — шляпочные грибы (Частухин, Николаевская, 1953).

Следующая черта, отличающая грибные сукцессии от растительных связана с концепцией климакса.

## IV.2. Концепция климакса и сообщества ксилотрофных грибов

В ходе сукцессии экосистема и отдельные сообщества проходят через ряд относительно устойчивых состояний, характеризующихся изменением условий среды и реадаптацией к ним видового состава и других элементов структуры сообществ. Данные состояния составляют определенную серию сообществ, в финале которой возникает климаксовое сообщество, признаки которого определяются свойствами местообитания (Уиттекер, 1980).

Идея климакса (моноклимакса), выдвинутая Ф. Клементсом (Clements, 1916) и развитая в многочисленных работах Клементса, Уивера и Тенсли, состоит в утверждении о существовании стабильного сообщества, контролируемого климатом региона и завершающего гидро- или ксеро- серию (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1976). Такой климатический моноклимакс определялся Клементсом как финальная стадия развития растительности региона, представленная так называемой климатической климаксной ассоциацией. При этом Ф. Клементс, развивая свое учение, разработал целую систему понятий (субклимакс, дисклимакс, панклимакс, преклимакс, постклимакс), определяющих состояние биоты в процессе развития. Однако не существовало фактов, подтверждающих посылки Клементса: в целом фазы серийных сукцессий отмечались, но полной конвергенции сообществ, берущих начало в столь различающихся условиях, никогда не наблюдалось в природе.

Другой концепцией стабильности (также "климаксной") является поликлиматическая (Mueller-Domois, Ellenberg, 1976). Согласно этой концепции, возможно существование нескольких отличающихся климаксных сообществ в пределах климатической области, пребывающих в динамическом равновесии с условиями определенных местообитаний и контролируемых факторами среды. Поликлиматическая концепция постулирует, что "климаксный ландшафт" представлен мозаикой эдафических, топографических, экоклиматических "климаксов" (эдафический поликлимакс В.Д. Александровой, 1969). При этом допускается

также выделение "климаксов палов", ("огненного"), "пасквального климакса" (в условиях пастбища) и т. д. (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1976).

Близко к теории поликлимакса представление "о пульсирующем" (Тишков, 1986в) и "блуждающем" климаксах, которые как бы соединяют "моно-" и "поли-центрические" модели в единое. В биогеографических исследованиях более удобна концепция моноклимакса, т. к. дает однозначную детерминированную трактовку "зональной экосистемы" и позволяет сравнивать сукцессии в разных регионах в пределах действия одних и тех же факторов (например, сукцессии на песках, аллювиальных наносах, моренах, гарях и пр.) и в одних и тех же масштабах (Тишков, 1994).

Климакс, наряду со стабильностью и адекватностью среде, характеризуется еще рядом свойств. Так, Ю. Одум (1975) предлагал 24 критерия для выделения климаксовых и серийных (инициальных и транзитивных) сообществ. Среди этих критериев отмечаются узкая специализация видов по эконишам, возрастание биохимического разнообразия, совершенство вертикального и горизонтального строения, развитие симбиотических отношений, информационная насыщенность, устойчивость к внешним воздействиям. Б.М. Миркин и Г.С. Розенберг (1978) выделяют две группы критериев климакса: флористические (разнообразие видов, их сопряженность) и продукционно-энергетические. Для климакса характерен замкнутый тип вещественно-энергетического круговорота и замедление его цикла, максимальный запас энергии (Макинтош, цит. по: Миркин, Розенберг, 1978; Гильманов, 1978; Герасимов, 1976; Шилов, 1977). Как указывают Н.И. Базилевич и А.А. Титлянова (1978), режим функционирования климаксовых экосистем (степи, прерии) стационарен. Он характеризуется скомпенсированностью потоков; экосистемы в этих условиях стабильные и устойчивые.

Отмечается также определенная стабильность ряда наиболее сложных экосистемных параметров в условиях климакса: запас хлорофилла (Одум, 1975), поддержание аллелопатической активности на низком уровне (Гродзінський, 1973), высокий коэффициент использования ресурса (Утехин, 1977). По сути, климакс не представляет собой чего-то единого, установленного, а является цепью сообществ (мозаичный климакс Р. Уиттекера (Whittaker, 1975)), непрерывно меняющихся под влиянием среды (Кашкаров, 1933; Раменский, 1938; Александрова, 1969; Рик-

лефс, 1979 и др.). Как отмечает Т.А. Работнов (1982), "принципиальных отличий этих представлений от гипотезы поликлимакса нет", но важны такие особенности, как взгляд на распределение сообществ и положение их границ.

Климаксовые сообщества считали ранее примером совершенной стабильности, но к настоящему времени стало совершенно очевидным, что они существуют только за счет постоянно идущих в них микронарушений (выпадение отдельных деревьев в лесу, отмирание травянистых сенильных растений, нарушения растительного покрова роющими организмами и т. п.; Василевич, 1992). В результате этих нарушений в каждом стабильном сообществе постоянно происходят микросукцессии. Климаксовые сообщества отличаются от неклимаксовых прежде всего тем, что в них стабильно присутствуют все стадии этих микросукцессий, благодаря чему и поддерживается высокое видовое разнообразие. Нарушения могут быть слишком сильными и частыми, а это выведет систему из состояния климакса, поздние стадии сукцессии будут отсутствовать, и видовое разнообразие снизится. При этом максимальное видовое разнообразие наблюдается при средней степени нарушенности (Auclair, Goff, 1971; Connell, 1978; Huston, 1979; Fox, 1981; Abugov, 1982; Miller, 1982; Tilman, 1983).

Подобно растениям, грибы лимитируются наличием питательных веществ в субстрате. Однако в отличие от растений субстрат у грибов конечен. Питательный ресурс древесины (в рамках отдельной единицы субстрата) невозобновимо исчерпывается, в результате чего итогом сукцессии микоценоячейки является не устойчивое, "климаксное" состояние, а ее полное исчезновение. Соответственно, говоря о климаксе грибных сообществ, мы подразумеваем, что в итоге сукцессии формируется достаточно стабильный видовой комплекс грибов в пределах определенного лесного фитоценоза, который способен наиболее успешно реализовывать свои экосистемные функции, т. е. деструкцию древесины всех родов древесных растений, входящих в состав данного фитоценоза.

Это состояние грибных сообществ более "неуловимо", чем растительный климакс. В связи с этим мы полагаем, что внешним выражением климаксовых сообществ ксилотрофных грибов является постоянство видового состава микоценоза в целом в течение достаточно продолжительного числа лет.

Однако при таком подходе возникает ряд проблем. Действительно устойчивые сообщества грибов могут существовать

только в фитоценозах, которые сами являются климаксовыми, поскольку только тогда они могут обеспечить грибам постоянное поступление одних и тех же питательных веществ. Если количественные или качественные характеристики трофического ресурса для дереворазрушающих грибов будут варьировать, это неизбежно приведет к изменению видовой структуры сообщества грибов или на начальной стадии к изменению ее функциональной структуры.

Исходя из вышеизложенного мы вынуждены отказаться от применения по отношению к сообществам ксилотрофных базидиомицетов концепции климакса в понимании фитоценологов. На наш взгляд, более правильным будет говорить о некоторых устойчивых состояниях сообществ грибов, которые существуют до тех пор, пока не происходит качественного изменения лесных фитоценозов. Более подробно к этому вопросу мы вернемся позднее.

## *IV.3. Механизмы сукцессионных преобразований в сообществах*

Механизм сукцессии в самом общем виде можно представить следующим образом: среда "диктует" сообществам свои требования, которые определяют видовой состав сообществ, а виды в свою очередь изменяют саму среду, создавая условия для поселения в ней других видов, адаптированных к этим измененным условиям местообитания. Другими словами, детерминантой сукцессионных процессов является взаимообусловленность видового состава и факторов среды.

Во всех теориях сукцессий предполагается, что имеется один или большее количество факторов, которые ограничивают рост и/или выживание организмов. Исходя из этих предположений изменение в интенсивности лимитирования средой неизбежно ведет к изменению в составе сообщества, то есть к сукцессии (Tilman, 1990). Например, М. Хьюстон и Т. Смит (Huston, Smith, 1987) предполагали, что растения конкурируют за ограниченные ресурсы, и действуя подобным образом, меняют свою возможность потреблять ресурсы, что приводит к изменению их успеха в конкурентных взаимоотношениях.

Изменение факторов среды влияет на соответствие организмов условиям местообитания; иначе говоря, лимитирует их. Это лимитирование у растений происходит в зависимости от их требований приблизительно к 20 различным необходимым ресур-

сам (место прорастания, свет, вода, $CO_2$, N, P, K, Ca, Mg, S, и т. д.), от их восприимчивости к травоядности, хищничеству, болезням, и от выгод, которые они могут получать от мутуалистических отношений (например, с микоризных грибами или с симбиотическими азотфиксирующими бактериями; Tilman, 1993). Определенный вид растения может иметь различные факторы лимитирования в различных местообитаниях, а различные виды, живущие в той же самой среде, могут быть ограничены различными факторами (Tilman, 1977).

Наличие множества потенциальных комбинаций лимитирующих факторов среды подразумевает наличие различных типов сукцессий. Однако допустимо предположить, что могут существовать несколько лимитирующих факторов, которые часто являются наиболее важными в ходе сукцессий.

Во многих сукцессиях рост растений ограничивается доступностью веществ, содержащихся в почве (Clements, 1916; Crocker, Major, 1955; Odum, 1960; Golley, 1965; Robertson, Vitousek, 1981; Tilman, 1987). В частности, это касается азота, который накапливается в почве, особенно в ходе первичных сукцессий, и это накопление и его отклонения могут "управлять" сукцессионной последовательностью (Tilman, 1985). В других сукцессиях главный лимитирующий фактор — свет (Cooper 1923; Horn,1974; Shugart, 1984; Tilman, 1985). Наконец, в некоторых местообитаниях важными факторами лимитирования могут быть травоядные организмы и/или патогены (Connell, Slatyer, 1977; Walker, 1981; Brown, 1984; van der Maarel, 1984; van der Maarel et al., 1985). Однако при активном внешнем воздействии (типа травоядности и проч.) сукцессии происходят без выгоды для пула видов, приспособленных к текущим климатическим условиям (Huntly, 1991).

Таким образом, силы, которые поддерживают биоразнообразие в местообитании, во многом подобны тем, что управляют сукцессионной динамикой (Bond, 1993; Tilman, 1988). Исходя из этого можно сделать вывод, что нарушения, которые ведут к сукцессиям, могут также оказывать значительное воздействие на биоразнообразие (Tilman, 1993).

Процесс деструкции древесины начинается с воздействия на дерево микроорганизмов, которые, вызывая гниение клеточных стенок, готовят базу для поселения грибов. Соответственно, особенности начальной стадии заселения древесины грибами определяются несколькими моментами: склонностью дерева-хозяина к повреждению; инвазией пионерных микроорганизмов (скоро-

стью заселения ими субстрата, особенностями их функционирования и др.; Shigo, 1975); степенью разрушения клеточных стенок в период, предшествующий инвазии грибов; наличие у дерева механизмов защиты от патогенов; наличие у грибов соответствующей гарнитуры ферментов (см. раздел III.3).

Для создания прохода в растение грибы в основном выделяют "коктейль" из гидролитических ферментов, включающий кутиназы, целюлазы, пектиназы и протеазы. Так как эти ферменты также необходимы как для патогенного, так и для сапротрофного образа жизни, они не представляют собой специально развитый механизм грибов для выполнения патогенеза, и каждый гидролитический фермент не является абсолютно обязательным для поражения растений (Knogge, 1996).

После проникновения следующей ступенью грибной стратегии колонизации видов растений зачастую является секреция токсинов или растительных гормоноподобных веществ, которые управляют физиологией растений в направлении повышения успешности патогенов. После вступления в контакт с растением грибные патогены определяются растением и отражаются за счет активной защитной системы. Успешная защита растений зависит от раннего распознания угрозы и скорости предотвращения дальнейших процессов развития гриба.

Первыми группами грибов, поселяющимися на древесине вместе с микроорганизмами, являются гифомицеты, актиномицеты и сумчатые грибы, чьи ферментативные комплексы относительно несовершенны, в результате чего эти организмы способны утилизировать лишь наиболее доступные вещества древесины, в частности содержимое паренхимных клеток (Частухин, 1945), хотя известны виды, которые могут разлагать лигнин и целлюлозу (Мейер, 1953; Горшин, 1953).

Заметим, что несовершенные грибы имеют значительное преимущество перед базидиальными грибами на первых стадиях колонизации субстрата, и при одновременном заселении подавляют развитие трутовых грибов, что было доказано как в естественных условиях, так и в эксперименте (Мухин, 1977; Hulme, Shields, 1970, 1972).

По мере развития процесса гниения древесины несовершенные грибы "исчерпывают" свой потенциальный трофический ресурс, и им на смену приходят базидиальные грибы, у которых в процессе эволюции сформировались наборы ферментов, способные разлагать лигниноцеллюлозные соединения.

Таким образом, сукцессионная последовательность грибов на растительном детрите определяется последовательным изменением химического состава древесины и ее физических характеристик.

Как и растительные сукцессии, сукцессии грибов в процессе разложения обусловлены, с одной стороны, изменениями, происходящими при ее распаде, а с другой — конкурентными взаимодействиями грибов (Юпина, Мусин, 1985).

Говоря о сукцессиях базидиальных грибов на древесине, особое внимание следует уделить конкурентным отношениям. По нашим наблюдениям, мелкоразмерный субстрат преимущественно заселяется одним видом грибов. Чем крупнее субстрат, тем больше разнообразие потенциальных топических ниш и, соответственно, больше количество видов, заселяющих одну единицу субстрата. Другими словами, гетерогенность древесины как местообитания, определяет разнообразие микоценоячеек. Наиболее многочисленными являются микоценоячейки, формирующиеся на валежных стволах диаметром от 20 см. Исходя из вышесказанного можно предположить, что при рассмотрении конкурентных взаимоотношений грибов на мелкоразмерном субстрате следует говорить о конкуренции колонизации, в то время как на субстрате среднего и крупного размера наблюдается конкуренция за трофический ресурс. Другими словами, на крупном и среднем субстрате происходит конкурентное исключение грибов, неспособных противостоять токсинам других видов, или даже взаимное конкурентное подавление.

## *IV.4. Сукцессионная динамика отдельных характеристик сообществ*

В ходе сукцессии серийные сообщества претерпевают изменения определенных показателей, таких, как видовое разнообразие, продуктивность сообществ и др. Именно эти показатели могут быть использованы человеком для прогнозирования хозяйственной деятельности, а также управления природными процессами, поскольку они являются достаточно достоверными маркерами стадий сукцессии.

### Сукцессионный статус видов и динамика видового богатства

В плане практического применения информации о взаимосвязях между видовым составом и стадией сукцессии большую практическую ценность представляют исследования, направлен-

ные на определение сукцессионного статуса видов растений и их сообществ (Тишков, 1984а, 1986в, 1988а, б). Как уже отмечалось выше, в сукцессионной изменчивости экосистем и сообществ наблюдается ряд серийных сообществ, которые формируют сукцессионную систему, функционирующую в границах территорий с однородными условиями среды (Разумовский, 1981). Для каждой сукцессионной стадии возможно выделение характерной группы видов, что может быть сделано на основе идеи "системы периодических ниш" Э. Пианки (1981). Эти "серийные" группы видов относительно неплохо изучены у животных, птиц и насекомых (см., например, Чернова, 1977). В отношении растений этот принцип наиболее полно был реализован в работах С.М. Разумовского (1981).

В большинстве этих исследований делается попытка выделения групп или ассоциаций видов с облигатной связью с конкретными сериями и рядами сукцессии и их стадиями. Выявленные виды и комплексы служат индикаторами степени развития (или деградации) экосистемы и ее отдельных компонентов. Целый набор видов и их сочетаний имеет статус климаксных и обладает детерминантными свойствами. В практике геоботанических, лесоводческих и экологических исследовании принято выделение таких состояний (и, соответственно, "серийных" групп), как пионерные (начальные), производные (средние) и терминальные, климаксные (Тишков, 1994).

При определении стадий деструкции древесины и, соответственно, выделении сукцессионных стадий грибных сообществ обычно используется пятибалльная шкала, предложенная П.В. Гордиенко (1979):

1 — древесина с плотной корой, отмершая в текущем году;

2 — древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции;

3 — верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала;

4 — разложение, оцениваемое визуально, проникает на значительную глубину, гниль пластинчатая или призматическая;

5 — остается лишь форма ствола, кора местами отпала, на поверхности обычно хорошо развиты синузии мхов и лишайников.

Данная шкала весьма удобна, поскольку позволяет визуально определять стадии деструкции, однако для крупных валежных стволов ее применение несколько проблематично. Как уже отмечалось выше, на крупных единицах субстрата существуют

серии микроместообитаний, отличающиеся по температурным и влажностным характеристикам. Соответственно, разные участки древесины заселяются разными видами ксилотрофных организмов и разлагаются с разной скоростью. В этом случае степень деструкции древесины в пределах одной единицы субстрата можно оценить по-разному — от 2 до 4 баллов.

Анализ скорости и стадийности сукцессии в пределах определенного лесного фитоценоза также сопряжен с некоторыми трудностями. В пределах любого участка леса имеется некоторая мозаичность условий среды, и единицы субстрата, находящиеся в разных условиях, естественно, разлагаются с разной скоростью. Это препятствует получению достоверной информации о конкретных стадиях сукцессии на древесине тех или иных родов древесных растений.

Еще один немаловажный факт — отличия в фракционном составе субстрата в разных фитоценозах, так как каждая из фракций характеризуется разной скоростью деструкции и, следовательно, разной скоростью смены видового состава микоценоячеек.

Пытаясь разрешить вышеуказанные проблемы, мы подошли к ним с другой стороны — нами учитывалось изменение видового состава на единицах субстрата за определенные периоды времени (до 3 лет, 3—5 лет, 6—10 лет, 10—15 лет, 15 лет и более). Анализ полученных материалов показал, что выделение этих временных периодов вполне оправдано, хотя при сукцессиях на древесине разных родов древесных растений некоторые из предложенных временных отрезков не совсем точно соответствуют стадиям сукцессии. Кроме того, мы отдельно оценивали сукцессии на каждой из фракций субстрата (мелкие ветви, крупные ветви и стволы среднего размера, крупные стволы, пни).

Сравнение данных, полученных с единиц субстрата разных фракций, находящихся на разных стадиях разложения, позволило выделить некоторые виды — индикаторы стадии деструкции древесины. На ранних стадиях разложения видовой состав микоценоячеек, формирующихся на древесине разных родов древесных растений мелкого и среднего размера, отличается мало. Пионерными видами являются, как правило, грибы, неспециализированные на разложении определенного субстрата, такие, как Chondrostereum purpureum, Schizophyllum commune, Steccherinum ochraceum, Stereum subtomentosum и др., а также некоторые дрожалковые грибы (Auricularia mesenterica, Exidia glandulosa и др.).

По мере развития процесса гниения число видов в микоценоячейках заметно возрастает, на крупных и средних фракциях субстрата появляются специализированные (стенотрофные) виды. На этой стадии в сообществах превалируют виды с димитической гифальной системой. На крупных валежных стволах на 3—5-й год появляются первые базидиомы тримитических видов. Следующая стадия характеризуется снижением числа видов-мономитиков и увеличением доли участия в микоценоячейках тримитических видов

Микоценоячейки на древесине, подверженной разложению в течение 10 и более лет, отличает снижение числа ди- и мономитических видов трутовых грибов и появлением некоторых агарикоидных базидиомицетов, таких, как Pluteus atricapillus, Kuehneromyces mutabilis и др.

Следующая стадия разложения древесины — финальная. Поскольку большая часть лигнина и целлюлозы уже разрушена, трутовые грибы в микоценоячейках весьма малочисленны, и процесс деструкции завершают агарикоидные грибы.

Приведенная нами схема демонстрирует лишь некоторые общие тенденции сукцессий грибов на древесине в изученных лесах. Однако между длительностью, скоростью сукцессий на субстратах разной родовой принадлежности имеются весьма значительные отличия, которые будут рассмотрены ниже.

Еще один возможный подход к определению стадии сукцессии — оценка стадии не по наличию или отсутствию отдельных видов, а по показателям видового разнообразия. Однако до сих пор не существует единого мнения о взаимосвязи стадии сукцессии и видового богатства. Так, Ю. Одум (1986) указывает, что в ходе сукцессии видовое разнообразие обычно увеличивается. Однако С.М. Разумовский (1981) считает, что рост разнообразия сообществ от стадии к стадии вовсе не обязателен. Это доказывают многочисленные исследования, показывающие, что на первых стадиях сукцессии видовое разнообразие увеличивается быстро, затем рост замедляется, а в дальнейшем оно остается на постоянном уровне (Reiners et al., 1971; Shafi, Yarranton, 1973; Morrison, Yarranton, 1973; McNaughton, 1974) или даже несколько падает в климаксовых сообществах (Whittaker, 1969; Moore, 1975; Василевич, 1971). По данным А.А. Тишкова (1994), связи между числом видов в сообществах и стадиями сукцессий варьирует в комплексном экологическом градиенте: “пик” при формировании биоразнообразия зональных экосистем при сукцессиях в

Таблица 29

**Изменение видового состава ксилотрофных грибов в ходе сукцессии на валежных стволах осины**

| Виды | Время деструкции, лет | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 3—5 | 6—10 | 10—15 | 15 и > |
| Abortiporus biennis | | | + | |
| Bjerkandera adusta | | + | + | |
| Chondrostereum purpureum | + | | | |
| Daedaleopsis confragosa | | + | + | |
| Fomes fomentarius | + | + | + | + |
| Ganoderma lipsiense | | | + | + |
| Inocutis rheades | + | + | + | + |
| Irpex lacteus | + | | | |
| Oxyporus corticola | | + | + | |
| Pleurotus calyptratus | | + | + | |
| Pleurotus pulmonarius | | + | + | + |
| Polyporus arcularius | | | + | + |
| Schizophyllum commune | + | + | + | |
| Stereum subtomentosum | | + | + | + |
| Trametes ochracea | | + | + | |
| Trametes pubescens | | + | + | |
| Trametes Trogii | + | + | + | + |
| Trametes versicolor | + | + | + | |

арктических тундрах и пустынях отмечается на ранних стадиях, в темнохвойной тайге — на средних стадиях, в широколиственных лесах, степях и высокогорьях — на заключительных.

В самом общем плане мы наблюдаем ту же картину в микоценоячейках (по крайней мере, на крупноразмерном субстрате). Пионерное заселение субстрата производится одним или несколькими видами. В дальнейшем, по мере разрушения субстрата, количество видов возрастает, но затем снижается (табл. 29). Это, по-видимому, связано с тем, что характеристики субстрата в разных частях рассматриваемой единицы субстрата становятся более равномерными.

Выявленная тенденция свойственна практически всем микоценоячейкам вне зависимости от родовой принадлежности субстрата (рис. 29). Отличие заключается лишь в том, что на валежных стволах ольхи и липы стагнация роста числа видов наступает на 6—10-й год, а не на 10—15, как во всех остальных случаях.

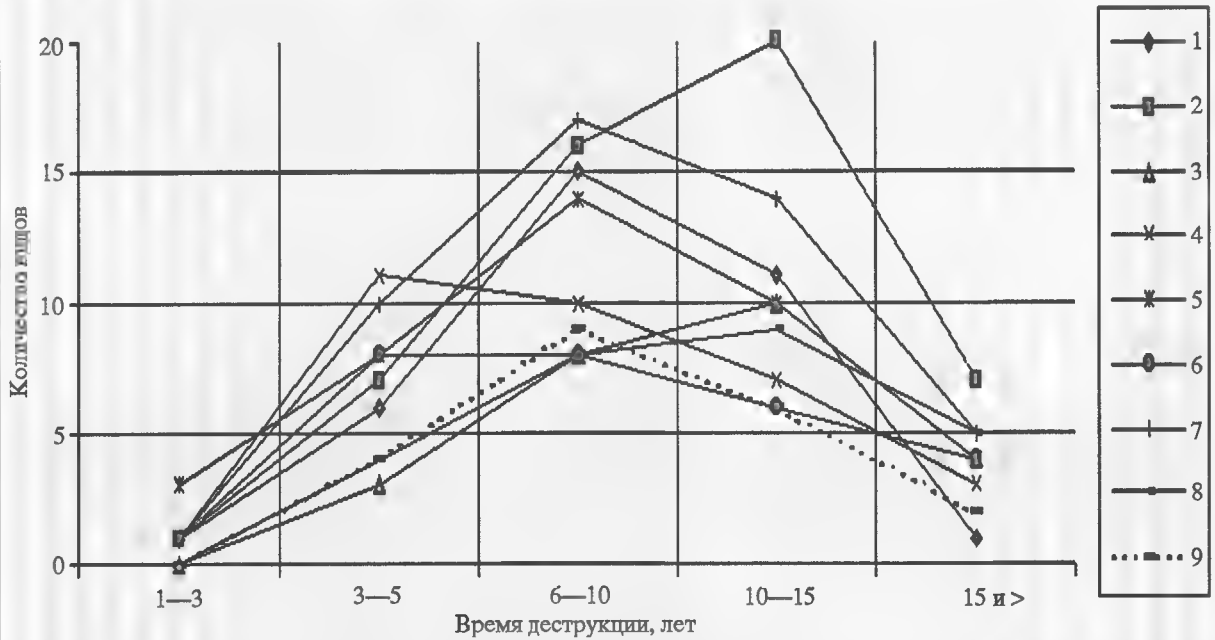



Рис. 29. Изменение видового состава грибов сукцессий на валежных стволах разных родов древесных растений. *Род древесных растений*: 1 — Betula; 2 — Populus (P.tremulae); 3 — Pinus; 4 — Tilia; 5 — Ulmus; 6 — Alnus; 7 — Acer; 8 — Populus; 9 — Ouercus

Согласно нашим наблюдениям, начальное возрастание числа видов в микоценоячейках, постепенно сменяющееся снижением видового разнообразия, в равной степени свойственно как сукцессиям на валежных стволах, так и на более мелких фракциях субстрата.

Подобно растениям, некоторые виды грибов приурочены к определенным сукцессионным стадиям. Как уже указывалось выше, агарикоидные грибы приурочены преимущественно к третьей стадии деструкции субстрата, хотя в некоторых случаях они способны входить в состав микоценоячеек и на ранних стадиях. В отношении афиллофороидных грибов определить сукцессионный статус видов достаточно затруднительно. Это связано с тем, что большинство видов присутствуют в микоценоячейке довольно продолжительное время. Иначе говоря, при рассмотрении видового разнообразия грибного сообщества на разных стадиях сукцессии наблюдается высокая преемственность видового состава.

Преемственность биоты, наряду с выделением видов, типичных для каждой из стадий, является одним из важных моментов, характеризующих взаимосвязь видового разнообразия сообществ с их сукцессионной стадией. Другими словами, оценка преемственности подразумевает учет видов, успешно перешедших из одного серийного сообщества в другое. Это один из наиболее информативных параметров сравнительного анализа, который определяется путем оценки сходства состава последовательных стадий, выраженной в процентах. В отношении растительности наиболее высокая преемственность биоты наблюдается в сукцессиях безлесных биомов (особенно в степях и пустынях; Тишков, 1994); в сложении ранних стадий вторичных сукцессии степей, широколиственных лесов и южной тайги заметную роль играют заносные виды.

В микоценоячейках преемственность биоты при сукцессиях достаточно высока и достигает 92 %. Медиана показателей преемственности биоты при сукцессиях грибов на средних и крупных ветвях и стволах составляет 48,8 % с незначительным варьированием по родовой принадлежности субстрата (±10 %). Однако преемственность между отдельными стадиями сукцессии на древесине одного и того же рода древесных растений зачастую сильно варьирует (от ±5 % при сукцессиях на валежных стволах вяза до ±39 % при сукцессии на стволах липы).

Анализ преемственности биоты при сукцессиях на валежных ветвях среднего размера (табл. 30) позволяет выделить две тен-

Таблица 30

**Преемственность видового состава в ходе сукцессий грибов на валежных ветвях среднего размера разных родов древесных растений**

| Древесина | Общее число видов | Преемственность между стадиями, % | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 1—2 | 2—3 | 3—4 | Среднее |
| Betula pendula | 28 | 20 | 63 | 38 | 40,3 |
| Populus tremulae | 25 | 20 | 77 | 74 | 57 |
| Quercus robur | 17 | 50 | 48 | 14 | 37,3 |
| Tilia cordata | 11 | 36 | 89 | 57 | 60,7 |
| Acer platanoides | 24 | 18 | 79 | 40 | 45,7 |
| Ulmus laevis | 14 | 31 | 92 | 37,5 | 53,5 |
| Alnus glutinosa | 11 | 50 | 90 | 31 | 57 |
| Pinus silvestris | 15 | 37,5 | 44 | 62,5 | 48 |

денции. Первая — постоянное, от стадии к стадии, увеличение показателя преемственности биоты. Эта тенденция характерна для микоценоячеек, формирующихся на ветвях дуба и сосны. Для сукцессий грибов на ветвях других родов древесных растений тенденция изменения преемственности видового состава соответствует изменению видовой насыщенности микоценоячеек в сукцессионном процессе — рост преемственности на определенной стадии сменяется снижением.

Однако, оценивая преемственность видового состава, заметим, что полученные нами результаты следует принимать с некоторыми оговорками. Причина этого в следующем: при сравнении сходства видового состава грибов на разных стадиях сукцессии мы априори имеем дело с разновеликими выборками. Эта "неравновеликость" определяется изменением видового разнообразия сообществ в ходе сукцессии, как было отмечено выше.

Итак, при сравнении видового состава начальной стадии сукцессии с малым количеством видов последующей стадии, на которой число видов больше, мы получаем низкие показатели преемственности. В свою очередь, сравнение 2-й и 3-й стадий, на которых количество видов в микоценоячейках достаточно велико, дает сравнительно высокий показатель преемственности, который, однако, не позволяет учесть при анализе виды, отличающие данные стадии. Кстати, подобная проблема возникает и при

анализе коэффициентов сходства Съеренсена—Чекановского для разновеликих выборок.

Таким образом, нам, видимо, следует оперировать именно средними значениями преемственности, что позволит избежать многих потенциальных ошибок в оценке преемственности биоты при сукцессиях грибов на древесине разных родов древесных растений.

### Динамика продукции сообществ в ходе сукцессии

Мы уже отмечали, что продукционные характеристики весьма показательны для оценки состояния экосистем и сообществ в их многолетней динамике. Так, для сукцессий растительности в подавляющем большинстве случаев максимальный уровень продукции достигается на ранних стадиях сукцессии (независимо от типа растительных сообществ), а запаса фитомассы — на средних (светлохвойные и широколиственные леса, пустыни) и заключительных стадиях (южная тайга, смешанные леса, некоторые широколиственные леса, степи; Тишков, 1994).

Что касается гетеротрофных организмов, в частности ксилотрофных грибов, их рост и продуктивность связана с продуктивностью растительности обратно пропорциональной зависимостью. Рост мицелия достигается за счет освоения им веществ древесины. Чем активнее происходит деструкция древесины грибами, тем активнее их рост, и тем меньше масса самой древесины, остающейся неизмененной на конкретный момент времени.

В самом общем плане изменение массы мицелия в ходе сукцессии на древесине выглядит следующим образом (рис. 30). Отметим несколько принципиальных моментов. Масса гриба, являющееся отражением его продуктивности, отличается от массы древесины, разлагаемой этим грибом, что обусловлено потерями в ходе деструкции органических веществ на дыхание грибов (энергетический обмен). Кроме того, происходит постоянное вымывание органических веществ — продуктов деструкционной деятельности грибов.

Второй момент — неполная элиминация вещества древесины в ходе деструкции. Наш объект — дереворазрушающие, преимущественно трутовые грибы, способны разлагать только определенный круг соединений древесины. Разложение наиболее прочных соединений производится грибами — гумусовыми сапротрофами. Таким образом, вещества, остающиеся после деструкции древесины афиллофороидными грибами, являются трофическим ресурсом для этой группы базидиальных грибов.

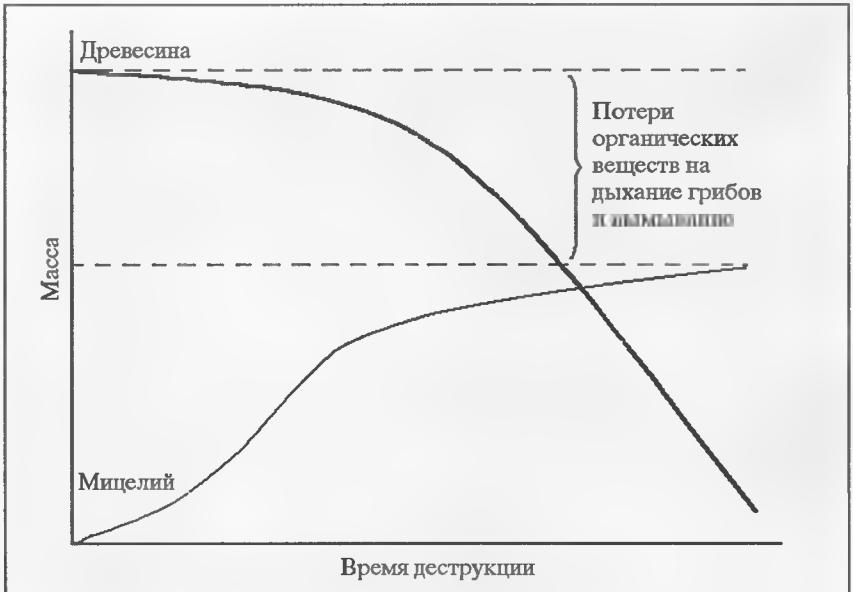



Рис. 30. Изменение массы мицелия и древесины в ходе сукцессии

Итак, рассматривая в качестве объекта сукцессии микоценоячейки, мы приходим к выводу, что для них характерно постоянное увеличение продуктивности по мере развития процесса гниения (вплоть до предела, определяемого исходной массой субстрата). Соответственно, максимальный запас биомассы грибов также характерен для заключительных стадий деструкции.

## *IV.5. Формационные особенности сукцессий*

Как уже было показано выше (разделы III.3, III.4, III.6), характеристики микоценозов обусловлены видовой принадлежностью субстрата, что определяет различные аспекты структуры микобиоты дереворазрушающих грибов. Вполне естественно было бы предположить, что варьирование характеристик микоценозов во времени, т. е. ход сукцессий, также будет отличаться в зависимости от типа леса, в котором существует тот или иной микоценоз. Проведенные нами многолетние исследования показали справедливость данного предположения и позволили про-

анализировать особенности сукцессий грибов на древесине разных родов древесных растений в Южном Приуралье.

Нами было проведено сравнение видового состава микоценоячеек, формирующихся на единицах субстрата разной величины и с разной длительностью процесса разложения. При этом был использован коэффициент Чекановского—Съеренсена. Следует отметить, что, говоря о "сформированности" микоценоячейки, мы имеем в виду относительное постоянство видового состава дереворазрушающих грибов, встречающихся на субстрате определенной фракционной группы на определенном этапе деструкционного процесса.

Полученные данные были подвергнуты кластерному анализу методом одиночного присоединения, который позволил объединить микоценоячейки в группы. Поскольку основанием для выделения групп было именно сходство видового состава, мы в дальнейшем анализировали отдельные пулы видов, составляющие ядро той или иной группы микоценоячеек. Каждому из выделенных пулов свойственно существование в пределах определенной фракции (или группы фракций) и на определенной стадии (стадиях) сукцессии. Важнейшая черта каждого из выделенных пулов — стабильность отношения входящих в него видов к типу субстрата.

### Сукцессии в широколиственных лесах

Сукцессии грибов на древесине в широколиственных лесах имеют как общие черты, так и ряд отличий.

**Сукцессии на древесине дуба.** Фитопатогенный путь деструкции древесины дуба в Оренбургской области начинают такие грибы, как Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila, Fistulina hepatica, Laetiporus sulphureus (Сафонов,1997). Сапротрофный путь начинается с разложения детрита, появление которого обусловлено другими (не микогенными) факторами. Дальнейший ход грибной сукцессии во многом зависит от фракционного состава субстрата.

Максимальное количество видов было отмечено в микоценоячейках, формирующихся на валежных стволах и крупных ветвях дуба в течение 6 и более лет. Значительное видовое разнообразие грибов, обитающих на валежных стволах и крупных ветвях, связано, как уже упоминалось выше, со значительными размерами субстрата, и разнообразием на нем микроместообитаний.

В разложении каждого из фракционных типов принимало участие примерно равное количество видов грибов. Проведение кластерного анализа сходства видового состава грибов, участвующих в деструкции разных фракций субстрата, показало, что их можно объединить в две группы:

— комплексы грибов, осуществляющие разложение мелких и средних ветвей (коэффициент сходства 64 %);

— комплексы грибов, участвующие в разложении валежных стволов и пней (коэффициент сходства 56 %).

Анализ представленности конкретных видов в "фракционных группах" показал, что некоторые виды ксилотрофных грибов специфичны для определенных фракционных групп субстратов (например такие, как Fistulina hepatica, Daedalea quercina — на пнях, Fomitoporia robusta, Inocutis dryophila — на стволах живых деревьев). Следует отметить, что для этих видов древесина дуба является субстратным преферендумом, и они отмечены только на крупных единицах субстрата. Большая часть видов не специализирована на разложении определенных фракций, причем это в основном виды эвритрофные, по распространению — панголарктические или эврирегиональные.

В результате многолетнего мониторинга нам удалось провести анализ сукцессий грибов на древесине дуба. Анализ коэффициентов сходства видового состава микоценоячеек на разных стадиях разложения показал, что они могут быть объединены в две группы:

— микоценозы на субстрате с продолжительностью разложения до 6 лет;

— микоценозы на субстрате с продолжительностью разложения более 6 лет.

На рис. 31 обозначены отдельные пулы видов, рассчитанные с помощью кластерного анализа коэффициентов сходства видового состава микоценоячеек, формирующихся в течение разного времени на разных фракциях субстрата. Подобный анализ позволяет проследить изменчивость комплексов видов ксилотрофных грибов, их преемственность во времени и по фракциям.

Общий кластерный анализ микоценозов по фракционному составу субстрата и по продолжительности разложения показал, что все микоценоячейки могут быть отнесены к трем группам:

— микоценоячейки, сформировавшиеся на мелких ветвях и средних ветвях за период около 6 лет;

| Фракции | Время деструкции, лет | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1-3 | 3-5 | 6-10 | 10-15 |
| Тонкие ветви | | | | |
| Средние ветви | | | | |
| Стволы | | | | |
| Пни | | | | |

Рис. 31. Пулы видов ксилотрофных грибов при сукцессиях на древесине дуба

— микоценоячейки, сформированные на средних ветвях (продолжительность разложения до 3-х лет), на стволах с временем деструкции 3—6 лет:

— микоценоячейки, сформированные на пнях и стволах в ходе 6 и более лет деструкции.

Микоценоячейки первой группы характеризуются относительно низким видовым разнообразием и сложены преимущественно неспецифическими видами (в частности видами родов Stereum, Trametes и др.).

Микоценоячейки второй группы, определяющие начальную стадию деструкции стволов дуба и ветвей среднего диаметра, характеризуются еще более бедным видовым составом. Здесь также отсутствуют трофически специализированные виды. Максимальную встречаемость на данной стадии разложения этого субстрата имеет Schizophyllum commune.

Третья группа объединяет наиболее богатые видами микоценоячейки, которые формируются на стволах и пнях дуба в течение достаточно длительного процесса деструкции (5 лет и больше). В этом пуле преобладают виды с ди- и тримитической гифальной системой; велика доля видов, специализированных на разложении древесины дуба (эустенотрофов, стенотрофов). Отметим, что видовой состав микоценоячеек этой группы мало варьирует от года к году, о чем свидетельствует высокий показатель среднего сходства между ними (66,7 %).

Начиная с 6—8-го года деструкции на отдельных валежных стволах и пнях дубов начинают появляться базидиомы агарикоидных грибов, таких, как Hypholoma candollineana, Hypholoma sublateritium, Kuehneromyces mutabilis и др. Их значение в микоце-

ноячейках некоторое время остается постоянно низким, лишь на 10—15-й год они начинают преобладать в микокомплексах, завершая сукцессионную ротацию видов грибов на крупноразмерном субстрате.

Наиболее типичные микоценоячейки, в состав которых входят наиболее общие, характерные виды (о чем свидетельствуют максимальные средние показатели коэффициента сходства видового состава) являются микокомплексы, сформированные на валежных стволах дубов в течение периода более 6 лет, а в особенности — микоценоячейки, возникающие в результате деструкционных процессов длительностью более 10 лет.

**Сукцессии на древесине клена.** Живые клены поражаются лишь двумя видами дереворазрушающих грибов — Oxyporus populinus и Phellinus igniarius. В соответствии с этим в кленовниках области сапротрофный путь деструкции древесины явно преобладает над фитопатогенным.

Сравнение видового состава микоценоячеек на древесине разных фракций на разных стадиях разложения показывает, что максимальное количество видов встречается на единицах субстрата среднего и крупного размера на 6—10-й год после начала деструкционного процесса. Наибольшее количество видов входит в состав микоценоячеек, последовательно формирующихся на валежных ветвях кленов среднего размера (24 вида)

Так же, как и при сукцессиях на древесине дуба, по мере перехода от одной стадии сукцессии к другой происходит снижение доли мономитических видов и возрастает количество видов с димитической и тримитической гифальной системой. Мы не анализируем изменение доли стенотрофных видов в микоценоячейках, так как единственный вид, который отнесен нами к стенотрофам клена, — Oxyporus populinus — приурочен к ослабленным и сухостойным деревьям, не встречаясь на валеже. Ряд видов отмечены на многих стадиях деструкции на разных фракциях субстрата: Schizophyllum commune, Bjerkandera adusta, Irpex lacteus, виды родов Stereum, Trametes.

На основе кластерного анализа сходства видового состава мы объединили микоценоячейки в следующие группы (рис. 32):

— формирующиеся на мелком и среднем веточном отпаде в течение 1—3 лет деструкции;

— формирующиеся на средней стадии разложения мелкого веточного отпада, а также при деструкции валежа среднего размера через 3—10 лет после начала деструкционного процесса;

| Фракции | Время деструкции, лет | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1-3 | 3-5 | 6-10 | 10-15 |
| Тонкие ветви | | | | |
| Средние ветви | | | | |
| Стволы | | | | |
| Пни | | | | |

Рис. 32. Пулы видов ксилотрофных грибов при сукцессиях на древесине клена

— формирующиеся на крупных валежных стволах через 6—15 лет после начала деструкции;

— формирующиеся на пнях.

Микоценозы первой группы отличает преобладание неспециализированных видов, в первую очередь дрожалковых грибов. Постепенно на смену им приходят стереумовые грибы, а также собственно трутовые, такие как виды рода Trametes и др. Для микоценоячеек второй группы характерно увеличение доли трутовых грибов

На крупных валежных стволах формируются микоценоячейки со значительным количеством видов; доминантами выступают Fomes fomentarius и Phellinus igniarius.

Микоценоячейки, формирующиеся на пнях, отличает достаточно низкое видовое разнообразие. Преобладают стереумовые грибы, а также виды с многолетними плодовыми телами (Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola, Phellinus igniarius).

**Сукцессии на древесине липы.** В реализации фитопатогенного пути деструкции древесины липы участвует только один вид — Phellinus igniarius, причем количество деревьев, пораженных этим грибом, относительно низкое.

По нашим данным, наибольшее число видов ксилотрофных базидиомицетов отмечается в микоценоячейках, существующие на валежных стволах липы (в общей сложности здесь учтено 14 видов). Максимальным видовым разнообразием отличаются микоценоячейки, формирующиеся на стволах, подверженных разложению в течение 4—10 лет. Естественно, что минимальное количество видов характерно для пионерных стадий сукцессий (вне зависимости от фракции субстрата).

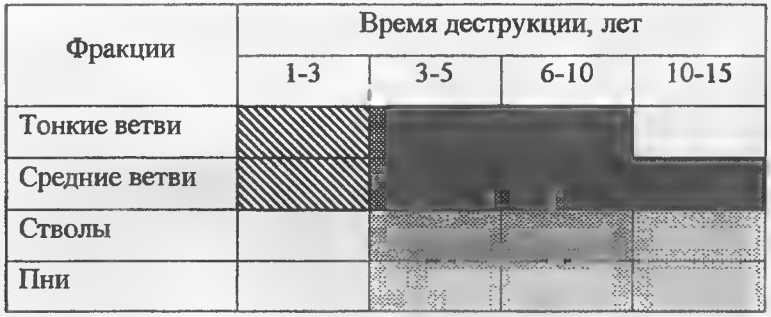



Рис. 33. Пулы видов ксилотрофных грибов при сукцессиях на древесине липы

Все виды, отмеченные нами на древесине липы, характерны не только для этого рода древесных растений, но и для большинства широколиственных деревьев. Это обусловливает достаточно высокое сходство видового состава микоценоячеек разных фракций.

На древесине липы нами выделены следующие группы микоценоячеек, представляющие собой пулы видов (рис. 33):

— формирующиеся на веточном отпаде мелкого и среднего размера в течение 1—3 лет деструкции;

— формирующиеся на валежных ветвях мелкого и среднего размера на средней и заключительной стадиях деструкции;

— формирующиеся на валежных стволах липы на 3—10-й год деструкции;

— формирующиеся на пнях и на заключительной стадии деструкции валежных стволов.

Первый пул видов характеризуется бедным видовым составом (Irpex lacteus Schizophyllum commune, Tyromyces chioneus). На следующих стадиях сукцессии число видов достаточно резко возрастает за счет колонизации субстрата многими видами трутовых грибов.

В составе микоценоячеек на заключительной стадии разложения мелкого веточного отпада, а также на средней и заключительной стадиях деструкции ветвей среднего размера, сохраняются виды пионерных стадий деструкции (Irpex lacteus Schizophyllum commune), возрастает роль других трутовых грибов (Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Datronia mollis, виды рода Trametes и др.) при обязательном участии видов рода Stereum.

На валежных стволах липы, помимо ряда вышеотмеченных видов, также развиваются грибы с многолетними базидиомами (Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola).


Рис. 34. Пулы видов ксилотрофных грибов при сукцессиях на древесине вяза

Видовой состав микоценоячеек пней липы достаточно беден. Здесь присутствуют грибы с многолетними плодовыми телами, а также мономитические и димитические виды.

**Сукцессии на древесине вяза**. На живых деревьях вяза в Южном Приуралье нами были отмечены Fomes fomentarius, Phellinus igniarius, Pholiota aurivella, Pleurotus ostreatus, Polyporus squamosus, Volvariella bombycina. Однако к числу фитопатогенов, оказывающих большое влияние на деструкцию древесины, мы считаем возможным отнести только Phellinus igniarius, поскольку остальные виды или являются некротрофными паразитами (в частности, мы считаем таковым Polyporus squamosus), или их встречи на живых вязах были крайне немногочисленными.

Максимальное количество видов характерно для микоценоячеек, обитающих на древесине, подверженной разложению в течение 6—10 лет (19 видов). Что касается фракций, то наиболее богатыми в видовом отношении являются микоценоячейки на валежных стволах (18 видов).

Кластерный анализ сходства видового состава позволяет объединить микоценоячейки в следующие группы (рис. 34):

— формирующиеся на веточном отпаде мелкого и среднего размера в течение 1—3 лет деструкции и на валежных стволах, подверженных разложению в течение 3—5 лет;

— формирующиеся на мелком веточном отпаде на заключительной стадии деструкции и на ветвях среднего размера на средней стадии;

— возникающие на стадии первичной сукцессии на стволах и пнях вяза;

— формирующиеся на валежных стволах и пнях на 6—10-й год после начала деструкционного процесса;

— индицирующие заключительную стадию разложения крупных ветвей, стволов и пней вяза.

Так же, как и у других широколиственных деревьев, первый пул видов, соответствующий начальной стадии сукцессии на ветвях вяза, включает малоспециализированные виды. Особенно часто на этом субстрате встречается Auricularia mesenterica. Заметим, что для этого гриба древесина вяза является наиболее предпочитаемым субстратом в лесах Южного Приуралья. Его базидиомы отмечены как на валежных ветвях и стволах разного диаметра, так и на сухостое.

Второй пул видов представлен в микоценоячейках, характерных для мелких и средних фракций отпада на средних и заключительных стадиях разложения. Он включает в себя широко распространенные виды, такие, как Schizophyllum commune, Steccherinum ochraceum, Stereum hirsutum, Trametes hirsuta и др. (с обязательным участием Auricularia mesenterica).

На пионерной стадии сукцессии на стволах и пнях вяза микоценоячейки включают малое количество видов — Schizophyllum commune, виды рода Stereum. На последующих стадиях в составе микоценоячеек появляются многочисленные трутовые грибы, составляющие четвертый пул видов. К ним, в частности, относятся виды с многолетними (Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola, Ganoderma lipsiense, Phellinus igniarius) и однолетними плодовыми телами (Cerrena unicolor, Polyporus squamosus, виды рода Trametes и др.).

На заключительных стадиях сукцессии на крупноразмерном субстрате количество видов в микоценоячейках несколько уменьшается. При этом сокращается доля участия трутовых грибов, возрастает роль агарикоидных грибов (виды родов Pleurotus, Pluteus). Наиболее массовыми видами на этой стадии деструкции являются Polyporus squamosus и Fomes fomentarius.

### Сукцессии в мелколиственных лесах

**Сукцессии на древесине березы.** В Южном Приуралье обычным видом, поселяющимся на живых деревьях березы является Fomes fomentarius. Несмотря на то, что этот вид — единственный в регионе, вызывающий гниль живых берез, его роль в деструкции древесины данного рода растений очень велика, поскольку гриб продолжает развиваться и после отмирания дерева.

Сапротрофный путь разложения древесины березы реализуется большим количеством видов. Максимальное видовое разно-

образие было отмечено нами на валежных крупных ветвях, а также на субстрате различных фракций на 6—10-й год после начала деструкционного процесса. Наибольшее количество видов было встречено в микоценоячейках, формирующихся на валежных ветвях березы диаметром до 20 см в течение 6—10 лет.

Анализ варьирования видового разнообразия микоценоячеек по фракционным группам показывает, что наиболее разнообразны грибы-разрушители крупного веточного отпада в возрасте 6—10 лет. Кластерный анализ сходства видового состава грибов, участвующих в деструкции разных фракций субстрата, показал, что наиболее схожи микокомплексы, формирующиеся на крупном веточном отпаде и валежных стволах берез.

Приуроченность конкретных видов к определенным фракциям субстрата выражена достаточно слабо. Для мелкого и крупного веточного отпада характерно присутствие Steccherinum ochraceum и Daedaleopsis tricolor, для валежных стволов специфичным видом является Lenzites betulina. Piptoporus betulinus, для которого древесина березы служит субстратным преферендумом, в основном встречается на крупном веточном отпаде, валежных стволах и пнях берез.

Анализ видового состава микоценоячеек в зависимости от степени разложения субстрата показал, что наиболее схожими являются комплексы видов, обитающие на субстратах, подвергавшихся разложению в течение 3—5 и 6—10 лет. По мере возрастания степени деструкции субстрата доля неспециализированных мономитических видов, таких, как Exidia glandulosa, Schizophyllum commune, Steccherinum ochraceum, снижается; возрастает число видов с димитической и тримитической гифальной системой. В четвертой возрастной группе (более 10 лет) микоценоячейки в основном монодоминантны, и в них начинают присутствовать некоторые агарикоидные базидиомицеты.

На основании общего анализа данных о видовом составе микоценоячеек грибов — деструкторов древесины березы мы объединили их в несколько групп (рис. 35):

— формирующиеся на мелком веточном отпаде и на ранних стадиях сукцессии на ветвях среднего размера;

— средних стадий деструкции веточного отпада среднего размера, средних и заключительных стадий разложения валежных стволов;

— формирующиеся на начальных стадиях сукцессий на стволах и пнях березы:

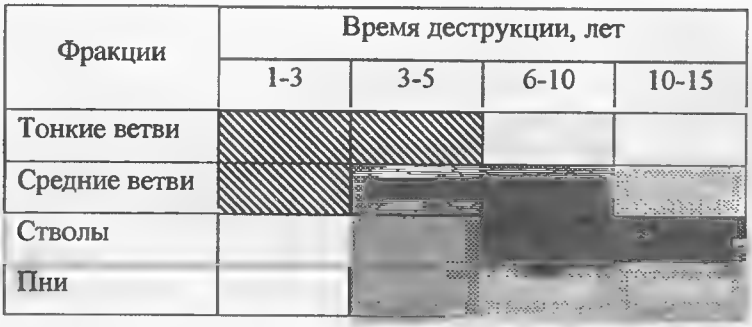



Рис. 35. Пулы видов ксилотрофных грибов при сукцессиях в березняках

— формирующиеся на заключительных стадиях деструкции пней и валежных ветвей.

В первом пуле видов преимущественно представлены мономитические грибы, такие, как Steccherinum ochraceum, Stereum subtomentosum. Также достаточно часто встречается Exidia glandulosa.

Следующий пул видов наиболее представителен с точки зрения видового состава. В нем преобладают виды грибов с разными типами гифальных систем, с однолетними (Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Hapalopilus rutilans, Polyporus arcularius, P.ciliatus, Trichaptum pargamenum, Piptoporus betulinus и др.) и многолетними (Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola) базидиомами. По мере развития процесса гниения в данных микоценоячейках возрастает роль агарикоидных грибов (Panellus stipticus, Pleurotus pulmonarius, Pluteus atricapillus).

Характерной чертой третьего пула видов, существующих в условиях первичного заселения пней и крупноразмерного валежа, является практически полное отсутствие мономитических видов и преобладание димитических (Lenzites betulina, Piptoporus betulinus, Trametes ochracea).

Последний пул видов представлен в микоценоячейках, формирующихся на пнях и валежных ветвях на заключительных стадиях деструкции. В данных микоценозах большую роль играют виды с многолетними плодовыми телами (Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola).

При этом видовое богатство выше, чем в микоценоячейках предыдущей группы, за счет присутствия ряда трутовых грибов, неспециализированных на деструкции древесины березы: Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, виды рода Trametes.

**Сукцессии на древесине осины.** Согласно нашим наблюдениям, в Южном Приуралье фитопатогенный путь деструкции древесины наиболее широко представлен в осинниках. Живые осины повреждаются, как правило, настоящим трутовиком (Fomes fomentarius) и ложным осиновым трутовиком (Phellinus tremulae). Максимальная зараженность ложным осиновым трутовиком была отмечена нами у деревьев осины в возрасте 35—40 лет; зараженность настоящим трутовиком в 25—30 летних древостоях. Также отметим вид Abortiporus biennis, который мы рассматриваем в качестве некротрофного паразита, изредка встречающийся на сухобоких осинах, однако предпочитающий валежные стволы.

Сапротрофному пути деструкции свойственно бóльшее видовое разнообразие. Максимальное количество видов было отмечено нами на валежных ветвях и стволах (по 32 вида). Велико и количество видов, осуществляющих деструкцию древесины осин на каждой из стадий (за исключением пионерной стадии сукцессии, на которой нами отмечено только 7 видов).

С помощью кластерного анализа мы объединили микоценоячейки, формирующиеся на древесине осины в следующие группы (рис. 36):

— формирующиеся на начальных стадиях деструкции на веточном отпаде мелкого и среднего размера;

— формирующиеся на средних и заключительных стадиях деструкции мелкого веточного отпада;

— формирующиеся на валежных ветвях на средних и заключительной стадиях деструкции;

— начальных стадий разложения пней и валежных стволов;

— средней и последующих стадий разложения валежных стволов осины;

— средней и последующих стадий разложения пней.

Так же, как и при сукцессиях на древесине других древесных растений, первый пул, содержащий виды, участвующие в первичном заселении веточного отпада, включает малое количество видов, причем они являются слабоспециализированными. Дальнейшая деструкция мелких ветвей реализуется другим пулом видов. Эти микоценоячейки характеризуются более высоким видовым богатством и включают как афиллофороидные, так и агарикоидные грибы.

Отдельный пул составляют виды, производящие разложение древесины ветвей среднего и крупного размера. Формирующие-

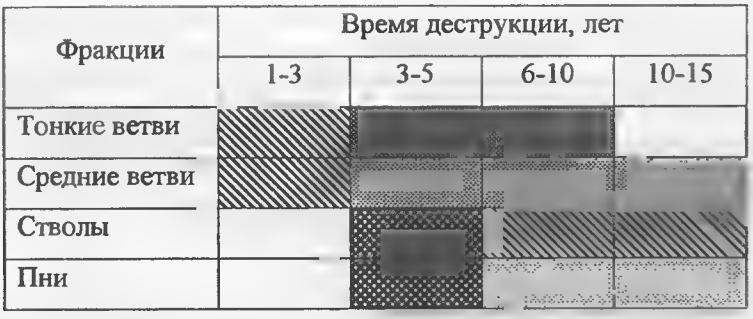



Рис. 36. Пулы видов ксилотрофных грибов при сукцессиях в осинниках

ся на субстрате данной фракции серийные микоценоячейки включают достаточно большое количество видов, отличающихся по времени существования базидиом, типу гифальной системы, степени субстратной специализации. Однако отметим, что для большей части видов, относимых нами к этому пулу, древесина осины не является предпочитаемым субстратом. Некоторое исключение в этом плане представляют Trametes Trogii, встречающийся в Южном Приуралье на валеже и сухостое вязов и тополей, а также Trametes pubescens, который обитает на древесине разных родов лиственных растений, однако чаще всего отмечался нами именно на древесине осины (Сафонов, 2000).

Микоценоячейки, формирующиеся на начальных стадиях деструкции пней и валежных стволов осины, достаточно бедны видами. Наиболее обычными первыми колонистами этих субстратов являются Bjerkandera adusta, Fomes fomentarius, Trametes Trogii. На последующих стадиях деструкции число видов, обитающих на валежных стволах, сильно возрастает (иногда доля новых видов составляет до 50 %). В микоценоячейках большую роль начинают играть такие виды, как Oxyporus corticola, виды рода Trametes. Однако основным деструктором, отмеченным нами на большей части валежных стволов осины, является настоящий трутовик. С 6-го года после начала процесса разложения на стволах достаточно часто встречаются базидиомы ряда агарикоидных грибов (преимущественно виды рода Pleurotus). Наиболее характерной чертой микоценоячеек на стволах осин является присутствие в их составе вида Inocutis rheades, который способен существовать на одном стволе в течение длительного времени.

Микоценоячейки, формирующиеся на средней и заключительной стадиях сукцессий на пнях осины, отличаются макси-

мальной преемственностью видового состава биоты при переходе от средней к заключительной стадии сукцессии (92 %). Однако этот пул значительно уступает по количеству видов предыдущему. Доля грибов с димитической гифальной системой здесь значительно ниже. Основными деструкторами являются Bjerkandera adusta, Fomes fomentarius, Oxyporus corticola, Trametes pubescens.

**Сукцессии в хвойных лесах**

Как уже указывалось, хвойные леса в Оренбургской области представлены преимущественно сосняками Причем наибольшие площади заняты естественными древостоями сосны (боры Бузулукского, Кваркенского районов), а самыми распространенными являются искусственные древостои.

Фитопатогенный путь деструкции древесины сосны в лесостепной зоне Южного Приуралья осуществляется тремя видами трутовых грибов: Heterobasidion annosum, Porodaedalea pini, Phaeolus Schweinitzii. Закономерности распространения этих видов в борах области и их биология описаны нами выше (раздел III.3). Обычно к числу фитопатогенных грибов, встречающихся на соснах, также относят окаймленный трутовик — Fomitopsis pinicola.

Несмотря на длительные исследования сосновых древостоев Оренбургской области данный вид был отмечен нами на ослабленных соснах лишь дважды. Впрочем, этот гриб вообще достаточно редко встречается в борах Оренбургской области на древесине сосны и более типичен для валежных стволов березы, клена, вяза, липы. Сапротрофных грибов, способных разрушать древесину сосны значительно больше. Самое большое количество видов было отмечено нами на валежных стволах и ветвях среднего размера. Максимального видового разнообразия микоценоячейки дереворазрушающих грибов на древесине сосны достигают на 7—10-й год.

Анализируя видовой состав микоценоячеек, мы объединили их в четыре группы (рис. 37):

— формирующиеся на начальной стадии деструкции веточного отпада мелкого и среднего размера;

— формирующиеся на всех фракциях субстрата (кроме пней) в течение 3—5 лет после начала деструкции, а также микоценоячейки заключительной стадии разложения мелкого веточного отпада;

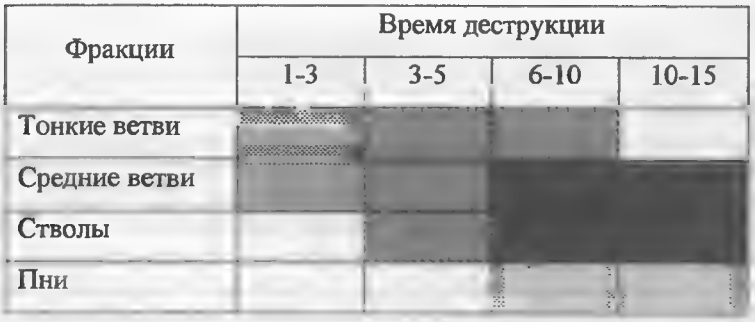



Рис. 37. Пулы видов ксилотрофных грибов при сукцессиях на древесине сосны

— характерные для средних и заключительных стадий деструкции стволов и ветвей среднего размера;

— формирующиеся на сосновых пнях.

Микоценоячейки первой группы отличает малое видовое разнообразие (как правило, 2—3 вида) и преобладание мономитических видов, таких как Mycoacia fuscoatra, виды рода Postia.

На более поздних стадиях сукцессии или на более крупных субстратах обитает другой пул видов. В нем, наряду с уже отмеченными видами, присутствуют Gloeoporus taxicola, виды рода Antrodia. Особо отметим появление в этих микоценозах наиболее распространенного в области гриба-деструктора валежной древесины сосны — Trichaptum fusco-violaceum (Сафонов, 1996). В борах Оренбургской области этот вид сопровождает древесину сосны в течение всего хода деструкции, не демонстрируя особой избирательности ни к размерам субстрата, ни к стадии деструкции.

Третья группа включает микоценоячейки с максимальным видовым разнообразием, для которых характерны максимальные показатели сходства видового состава (до 78 %). Поскольку они характерны для крупноразмерных субстратов, подверженных разложению в течение значительного числа лет (6—15), здесь возникают условия для поселения не только грибов, специализированных на деструкции древесины хвойных, таких, как Dichomitus squalens, Diplomitoporus flavescens и др., но и для видов, которые способны лишь изредка заселять подобную древесину (Irpex lacteus, Trametes gibbosa). Важнейшими компонентами этих микоценоячеек являются Trichaptum fusco-violaceum и Fomitopsis pinicola. Заметим, что последний вид свойствен преимущественно естественным древостоям и не отмечен нами в посадках сосны.

К последней группе мы отнесли микоценоячейки, характерные для пней сосны. Для них характерно малое количество видов. Чаще всего на пнях встречаются виды рода Hymenochaete, Fomitopsis pinicola, Gloeophyllum sepiarium и Lentinus lepideus. Для микоценоячеек этой группы характерно довольно высокое сходство видового состава (коэффициент сходства 75 %). Этот факт можно интерпретировать по-разному. С одной стороны, его можно рассматривать как свидетельство достаточно высокой преемственности биоты в ходе сукцессии. С другой стороны, следует помнить, что мы выделяли стадии сукцессии условно, основываясь на длительности деструкционного процесса, поделенной на некоторые временные периоды. Следовательно, сходство видового состава стадий сукцессий древесины пней сосны может означать всего лишь отсутствие перехода от одной стадии к другой в рамках протяженности наших исследований во времени.

## *IV.6. Сукцессионные преобразования микоценозов*

Характерные черты грибных сукцессий на древесине рассматривались нами в основном на уровне микоценоячеек. Однако исходя из нашего понимания микоценоза сукцессионные процессы должны быть свойственны грибным комплексам и на более высоком уровне — микоценотическом.

С целью изучения особенностей смен видового состава, продуктивности и других характеристик сукцессий на микоценотическом уровне нами был проведен многолетний мониторинг сообществ ксилотрофных грибов в окрестностях с.Ташла Тюльганского района Оренбургской области в 1995—2002 гг. Были заложены две трансекты вдоль склона северо-западной экспозиции г. Лушная.

Первая трансекта проходит через участок леса с высокой степенью антропогенной деградации растительности (активное посещение жителями, выпас скота). Начиная с 1995 г. уровень антропогенной нагрузки существенно снизился (прекратился выпас). Это позволило нам проанализировать изменение характеристик микоценозов на данной трансекте, сопровождающее демутацию растительного покрова.

На трансекте были описаны следующие типы леса (табл. 31).

*Липово-ильмово-кленовый лес* Древостой 6Кл3Ил1Лп+Д. Возраст клена 20—40 лет, средняя высота 8 м. Полнота 0,5; со-

Таблица 31

**Растительность широколиственных лесов и березняков г. Лушная по трансектам (данные 1998 г )**

| Виды | Трансекта 1 | | Трансекта 2 | |
|---|---|---|---|---|
| | Широколиственный лес | березняк | Широколиственный лес | березняк |
| I ярус | | | | |
| Acer platanoides L. | 6 | – | 4 | – |
| Betula pendula Roth. | – | 10 | – | 10 |
| Populus tremulae L. | + | – | + | – |
| Quercus robur L. | + | – | 1 | – |
| Tilia cordata Mill | 1 | – | 2 | – |
| Ulmus glabra Huds. | 3 | – | 3 | – |
| Ulmus laevis Pall | – | | + | |
| II ярус | | | | |
| Acer platanoides L. | sp-$cop_1$ | – | sp | |
| Betula pendula Roth. | – | sol | – | sp-sol |
| Populus tremulae L. | - | – | – | – |
| Tilia cordata Mill. | – | – | sp | – |
| Ulmus laevis Pall. | sol | | sp | – |
| Подрост | | | | |
| Acer platanoides L. | sol | – | sp-sol | – |
| Betula pendula Roth. | – | sol | – | sol-sp |
| Crataegus sanguinea Pall. | - | – | sol | – |
| Frangula alnus Mill | un | – | sol | |
| Padus avium Mill. | – | – | sol | |
| Quercus robur L. | | – | sol-sp | – |
| Sorbus aucuparia L. | | – | sol | – |
| Tilia cordata Mill. | – | – | sol | – |
| Ulmus laevis Pall. | sol | – | sp-sol | – |
| Травянистый покров | | | | |
| Aconithum septentrionale Koelle | sol | – | sp-$cop_1$ | sol |
| Actaea spicata L. | un | – | sol-un | – |
| Adenofora lilifolia (L.) A. DC. | un | – | sol | – |
| Aegopodium podagraria L. | sp | – | $cop_2$ | – |
| Agrimonia eupatoria L. | sol | sol-sp | – | sol |
| Angelica sylvestris L. | – | – | sol | – |
| Artemisia absinthium L. | sol | un | – | – |
| Asarum europaeum L. | sp-sol | – | sp-$cop_1$ | – |
| Campanula glomerata L. | un | – | sol | – |

Окончание табл. 31

| Виды | Трансекта 1 | | Трансекта 2 | |
|---|---|---|---|---|
| | Широколиственный лес | березняк | Широколиственный лес | березняк |
| Campanula trachelium L. | sol | – | sol | sol |
| Capsella bursa-pastoris (L.) Medik. | un | sol | – | – |
| Chelidonium majus L. | un | sol | - | un |
| Chenopodium hybridum L. | sol | sol | – | – |
| Convallaria majalis L. | sp | – | sp | – |
| Equisetum sylvaticum L | sol | sol-sp | – | un |
| Festuca altissima All. | un | – | sol | – |
| Filipendula ulmaria (L.) Maxim | – | sp-sol | – | sol |
| Fragaria vesca L. | – | sol | - | – |
| Galium aparine L. | – | sol | – | sp-sol |
| Galium odoratum (L.) Scop. | sol-sp | – | $cop_{2-1}$ | – |
| Geranium pratense L. | sol-un | sol | – | sp-sol |
| Geranium robertianum L. | – | – | un | – |
| Geum urbanum L. | sp-sol | sol | – | sol |
| Glechoma hederacea L. | sol | sp-sol | sol | un |
| Humulus lupulus L. | – | – | sol | – |
| Lathyrus pratensis L. | – | sol | – | sol-sp |
| Lathyrus sylvestris L. | sol | sol | sol | – |
| Lathyrus vernus (L.) Bernh. | – | – | sol | – |
| Lavatera thuringiaca L. | sol | sol-un | – | un |
| Lilium martagon L. | – | – | un | – |
| Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. | un | – | sp-sol | sol |
| Melandrium dioicum (L.) Coss. et Germ. | – | sol | – | un |
| Oberna behen (L.)Ikonn. | sol-sp | sp-sol | - | sol-sp |
| Origanum vulgare L. | sol | sol-sp | – | sol |
| Paris quadrifolia L. | un | – | sol | – |
| Poa pratensis L. | – | un | – | un |
| Polygonatum multiflorum (L.) All. | sp-sol | – | $cop_1$-sp | – |
| Pulmonaria mollis Wulf.ex Hornem. | un | un | un | sol |
| Rubus saxatilis L. | – | – | sol | – |
| Sanguisorba officinalis L. | un | sol | un | un |
| Stachys recta L. | sol | – | sol | – |
| Thalictrum flavum L. | sp-sol | sol | sol | sol |
| Thalictrum minus L. | sp-sol | sol | – | sp-sol |
| Urtica dioica L. | sp-sol | sol | – | sol |
| Viola mirabilis L. | – | – | sol | – |
| Viola tricolor L. | – | – | – | un |

мкнутость крон 70—80 %. Подлесок не выражен. Проективное покрытие травянистого яруса в 1998 г. составило 50—60 %. Доминирует ясменник душистый. Также участвуют борец высокий, копытень, чина весенняя, гравилат городской. Мощность подстилки 2—4 см.

*Березняк разнотравный.* Древостой 10Б. Возраст березы 30—50 лет. Средняя высота 15 м. Полнота 0,6, сомкнутость крон 40—60 %. Подлесок не выражен. Проективное покрытие травянистого яруса — 40—70 %. В травостое участвуют будра плющевидная, чина луговая, лабазник вязолистный, душица обыкновенная, герань лесная. Мощность подстилки 0—2 см.

Вторая трансекта проходит через участки леса, наименее подверженные деятельности человека. Это позволило нам условно считать микоценозы этой трансекты неизмененными, контрольными. На данной трансекте были изучены следующие типы леса (табл. 31).

*Дубово-липово-ильмово-кленовый лес.* Древостой 4Кл3Ил2 Лп1Д. Возраст клена 30—40 лет, средняя высота 12 м. Полнота 0,7; сомкнутость крон 75—90 %. В подлеске присутствуют рябина, боярышник, крушина. Проективное покрытие травянистого яруса в 1998 г. составило 60—100 %. Доминирует ясменник душистый. Также значительное участие в травостое принимают сныть обыкновенная, копытень, местами — ландыш майский. Отмечены борец высокий, овсяница лесная. Мощность подстилки 3—6 см.

*Березняк разнотравный.* Древостой 10Б Возраст березы 20—50 лет. Средняя высота 15 м. Полнота 0,4, сомкнутость крон 60 %. Подлесок не выражен. Проективное покрытие травянистого яруса — 60—90 %. В травостое участвуют герань луговая, подмаренник цепкий, чина луговая, василистник малый, смолевка хлопушка, душица и др. Мощность подстилки 2—4 см.

Сравнительный анализ данных, представленных в таблице 31 показывает, что несмотря на ряд явных отличий между описанными лесами наблюдается значительное сходство видовой и фитоценотической структур между трансектами. В ходе многолетних наблюдений фиксировались изменения характеристик изучаемых лесных фитоценозов. При этом видовой состав не претерпевал существенных изменений, чего нельзя сказать об общем проективном покрытии (рис. 38).

Итак, мы видим, что по мере снижения нагрузки на растительный покров происходит демутация растительности, в част-

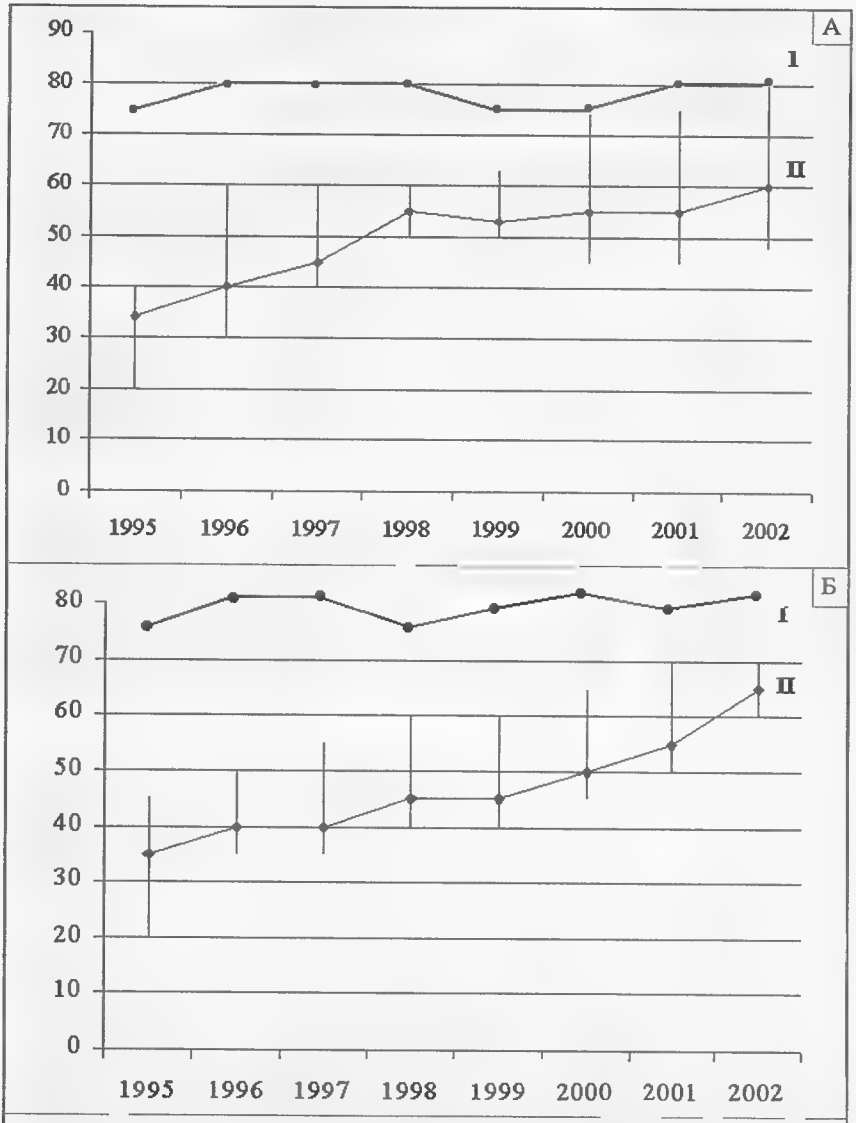



Рис. 38. Изменение общего проективного покрытия травянистого яруса на трансектах в широколиственных лесах (А) и березняках (Б) в 1995—2002 гг I — медиана ОПП на второй трансекте; II — варьирование ОПП на первой трансекте.

ности проявляющаяся в постепенном увеличении проективного покрытия травянистого яруса. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о достаточно высокой интенсивности процессов восстановления растительного покрова на первой трансекте. Именно на фоне этих процессов нами изучались изменения микоценозов ксилотрофных грибов.

В ходе исследований проводилось ежегодное, в одно и то же время, изучение видового состава ксилотрофных базидиомицетов на трансектах, учет количества плодовых тел, а также продуктивности отдельных видов грибов. Продуктивность изучалась с помощью сбора плодовых тел, их сушки до воздушно-сухого состояния в сухожаровом шкафу и последующего взвешивания.

В общей сложности в результате исследований на трансектах нами было учтено 812 плодовых тел 49 видов ксилотрофных грибов. Наиболее массовыми видами были Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Crepidotus mollis, Daedalea quercina, Fomes fomentarius, Fomitoporia robusta, Fomitopsis pinicola, Irpex lacteus, Panellus stipticus, Piptoporus betulinus, Pleurotus pulmonarius, Pluteus atricapillus, Polyporus arcularius. Polyporus squamosus, Schizo-phyllum commune, Trametes hirsuta.

Общая учтенная воздушно-сухая масса плодовых тел составила 130,3 кг.

Предпринятая нами аппроксимация и построение трендов основных характеристик микоценозов (количество видов и плодовых тел, общая масса плодовых тел) на трансектах позволили нам сделать вывод о том, что распределение всех данных близко к полиномиальному. При этом величина достоверности аппроксимации была постоянно высокой ($R^2$ = 0,95—0,97).

Анализ изменений видового состава микоценозов показал, что хотя видовой состав дереворазрушающих грибов на трансектах отличается, количество видов на обеих трансектах изменяется согласованно, параллельно (рис. 39). Минимальное количество учтенных видов в обоих случаях приходится на 1998 год. По большинству статистических характеристик тренды видового состава микоценозов на трансектах достаточно близки. Однако у микоценозов 1 трансекты несколько выше медиана количества видов, а микоценозы 2 трансекты отличает больший показатель дисперсии по годам (табл. 32).

Вышеприведенные данные позволяют сделать вывод, что в ходе восстановительной сукцессии лесной растительности видо-

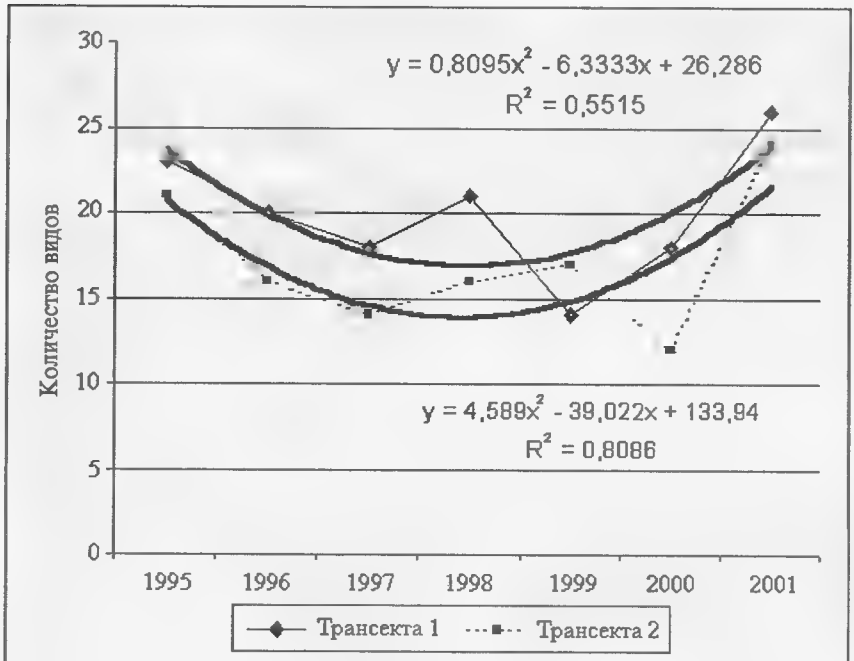



Рис. 39. Изменение видового состава микоценозов на трансектах

Таблица 32

**Показатели варьирования количества видов в микоценозах на трансектах**

| Показатели | Трансекта 1 | Трансекта 2 |
|---|---|---|
| Среднее арифметическое | 20 | 17,14 |
| Стандартная ошибка | 1,46 | 1,55 |
| Медиана | 20 | 16 |
| Стандартное отклонение | 3,87 | 4,10 |
| Дисперсия выборки | 15 | 16,82 |
| Минимум | 14 | 12 |
| Максимум | 26 | 24 |

вой состав микоценозов не испытывает каких-либо существенных изменений. Различия между видовым богатством микоценозов 1-й и 2-й трансект обусловлены скорее отличиями условий местообитаний, чем сукцессионными процессами. Об этом говорит отсутствие пересечений линий трендов видового состава Сравнение коэффициентов сходства видового состава ксилотрофных грибов между трансектами показывает, что уровень связи между микоценозами по данному показателю остается постоянно высоким (среднее сходство — 0,69; медиана — 0,70; дисперсия — 0,002). Этот факт также можно расценивать как свидетельство относительного постоянства видового состава дереворазрушающих грибов на трансектах. Другими словами, комплекс видов грибов 1-й трансекты достаточно самостоятелен и не является серийным, характерным для определенной стадии демутации лесных фитоценозов.

В варьировании количества плодовых тел грибов на трансектах нами была отмечена несколько иная тенденция (рис. 40). Участки леса, по которым проходила первая трансекта, изначально характеризовались большим количеством потенциального субстрата для ксилотрофных грибов — веточного отпада мелкого и среднего размеров, а также сухостойных экземпляров деревьев. После снятия антропогенной нагрузки с данной территории поступление отпада заметно сократилось. Вследствие этого изменилась и активность дереворазрушающих грибов, уменьшилось количество древесины, потребляемой ими. Это, естественно, привело к снижению количества плодовых тел на данной трансекте. Однако подобное снижение отмечено нами и на контрольной трансекте. Таким образом, на сокращение численности плодовых тел повлияло не только изменение режима использования лесных биогеоценозов, но и климатические показатели, которые, видимо, воздействуют на грибы обеих трансект сходным образом.

В дальнейшем, в ходе восстановительной сукцессии лесной растительности, количество плодовых тел на трансектах изменяется почти сопряженно (табл. 33). При этом математический анализ трендов показывает, что полное совпадение количества плодовых тел на трансектах абсолютно невозможно, поскольку решение системы квадратных уравнений трендов показывает, что оба корня уравнения не являются истинными ($x_1$, $x_2 > 0$).

Однако на самом деле этот вывод более чем сомнителен, поскольку априори увеличение количества плодовых тел конечно,

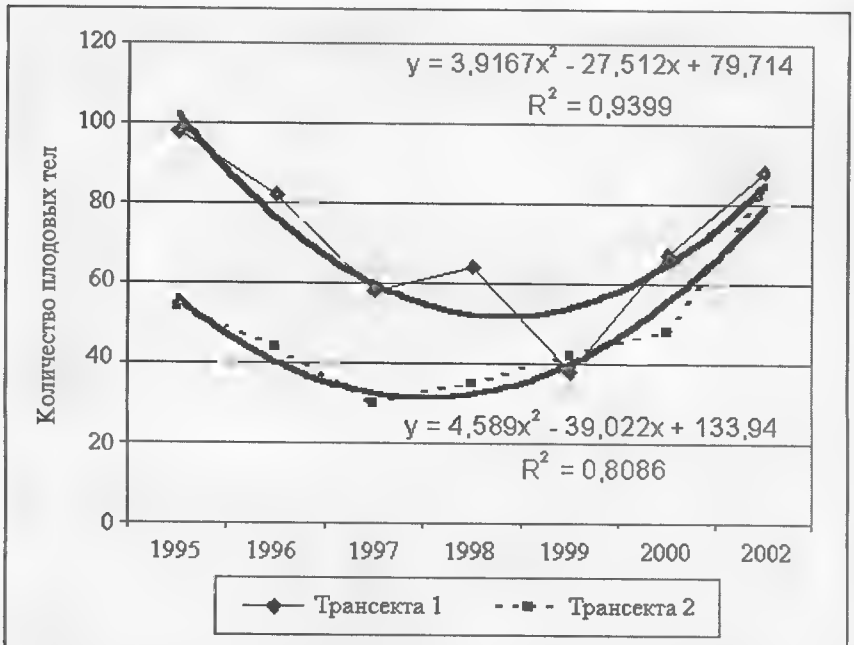



Рис. 40. Изменение количества плодовых тел грибов на трансектах

Таблица 33

**Показатели варьирования количества плодовых тел на трансектах**

| Показатели | Трансекта 1 | Трансекта 2 |
|---|---|---|
| Среднее арифметическое | 70,71 | 48 |
| Стандартная ошибка | 7,66 | 6,56 |
| Медиана | 67 | 44 |
| Стандартное отклонение | 20,25 | 17,35 |
| Дисперсия выборки | 410,24 | 301 |
| Минимум | 38 | 30 |
| Максимум | 98 | 83 |

так же, как конечны процессы деструкции древесины и роста грибов. Кроме того, вполне вероятно, что с течением времени могут произойти существенные изменения в изучаемых лесных фитоценозах, что приведет к изменению в них баланса продукции/деструкции. В этом случае число базидиом ксилотрофных грибов может или существенно снизиться, или возрасти как в пределах обеих трансект, так и на какой-то одной. В этом случае совпадение количества плодовых тел на трансектах весьма вероятно.

На наш взгляд, наибольший интерес представляет изучение варьирования массы плодовых тел на трансектах. Во-первых, такой показатель динамики микоценозов, как количество плодовых тел, хотя и представляет определенный интерес, однако не отражает истинную картину изменения роли ксилотрофных грибов в ходе сукцессии. Причина этого, в частности, заключается в том, что среди грибов наблюдается значительная дисперсия по размерам плодовых тел. В то же время общая масса плодовых тел в микоценозах является более достоверным показателем, поскольку позволяет нам косвенно оценивать и контролировать процессы деструкции и непосредственно оценивать изменение вторичной продукции грибов в экосистемах. Мы учитывали, что масса плодовых тел грибов не отражает их полной продуктивности в сообществе, однако считаем, что плодовые тела составляют определенную часть общей массы гриба. Другими словами, продукция плодовых тел составляет определенную часть общей продуктивности микоценозов. Соответственно, данные о численности базидиом могут быть использованы для оценки общей продуктивности грибов.

Анализ изменения массы плодовых тел дереворазрушающих грибов на трансектах показал, что тенденции варьирования этого показателя микоценозов значительно отличаются от других.

Показатели массы плодовых тел на первой трансекте более выровнены (дисперсия — 2,73) в отличие от второй трансекты (дисперсия 38,01). Кроме того, очень существенны отличия по средним показателям (табл. 34).

Очень интересные данные мы получили в результате графического анализа трендов массы плодовых тел. Масса плодовых тел микоценозов обеих трансект постепенно возрастет, однако на второй трансекте этот рост лучше выражен, в то время как у первой трансекты линия тренда кажется близкой к графику линейного уравнения (рис. 41).

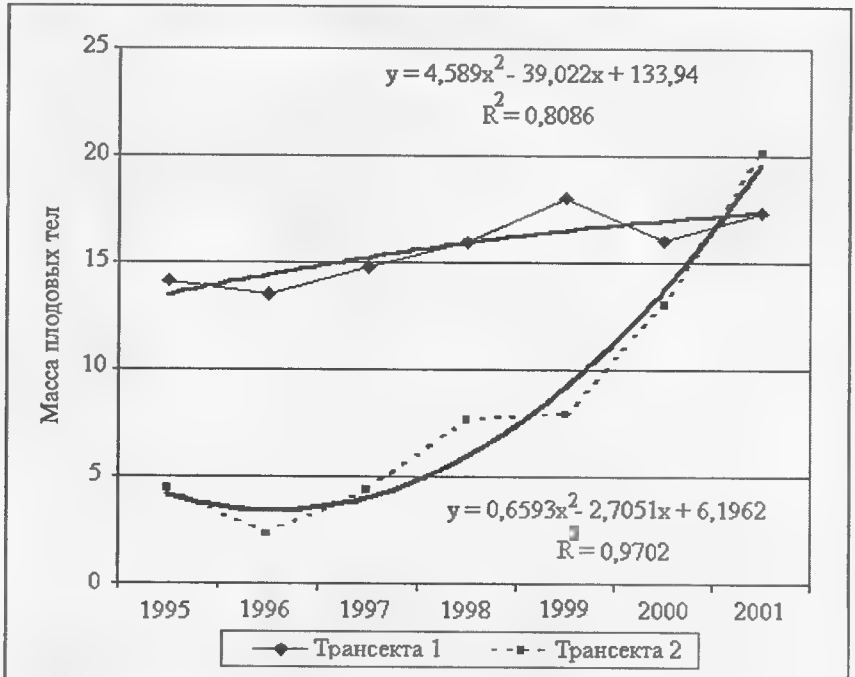



Рис. 41. Изменение общей массы плодовых тел ксилотрофных грибов на трансектах

Таблица 34

**Показатели варьирования общей массы плодовых тел на трансектах**

| Показатели | Трансекта 1 | Трансекта 2 |
|---|---|---|
| Среднее арифметическое | 15,69 | 8,56 |
| Стандартная ошибка | 0,62 | 2,33 |
| Медиана | 15,98 | 7,66 |
| Стандартное отклонение | 1,65 | 6,17 |
| Дисперсия выборки | 2,73 | 38,01 |
| Минимум | 13,5 | 2,34 |
| Максимум | 18,01 | 20,15 |

Еще раз отметим, что в результате исследований нам открывается лишь часть общей картины варьирования продуктивности микоценозов. Суммарная масса базидиом сильнее, чем какой-либо другой показатель, зависит от процесса деструкции, продолжительность которой определяется в первую очередь объемами субстрата, доступного грибам.

Подводя итог всему вышесказанному, интерпретируем полученные нами данные следующим образом. В ходе сукцессионных преобразований лесных экосистем важнейшие характеристики микоценозов, такие, как видовое богатство, количество плодовых тел, общая масса базидиом, мало отличаются от показателей микоценозов, существующих в относительно стабильных, неизмененных лесных фитоценозах.

Как антропогенная сукцессия, так и постантропогенная демутация лесной растительности не приводят к существенному изменению видового состава микоценозов ксилотрофных грибов. Что касается изменения количества плодовых тел, то на трансекте, где происходит восстановление лесной растительности, количество базидиом заметно выше, чем на контрольной. Причина этого — отличия между трансектами в количестве доступного субстрата для дереворазрушающих грибов. Этот факт также оказывает непосредственное влияние на варьирование массы плодовых тел по трансектам. На начальных стадиях сукцессии растительности масса базидиом ксилотрофных грибов значительно превышает таковую в контрольных микоценозах. Однако постепенно это отличие уменьшается, и в дальнейшем варьирование массы плодовых тел по трансектам происходит в целом согласованно (с учетом отличий в продуктивности микоценозов на трансектах, обусловленных локальными условиями среды).

Обобщая вышесказанное, сделаем вывод, что в ходе восстановительной сукцессии в лесных фитоценозах на первой трансекте формируется серия микоценозов, которые во многом схожи, однако далеко не идентичны микоценозам второй, контрольной трансекты. Это свидетельство того, что в ходе сукцессии микоценозы первой трансекты стремятся к своим собственным устойчивым состояниям ("климаксам"). Данные комплексы видов отличаются от "климаксов" сообществ грибов лесных фитоценозов, не подверженных антропогенной нагрузке.

Таким образом, особенности строения и функционирования микоценозов находят свое отражение в сукцессионных процес-

сах. Однако и изменения растительных сообществ также накладывают определенный отпечаток на разные типы структур микоценозов.

* * *

Приведенные данные показывают, что видовой состав микоценоячеек ксилотрофных грибов, участвующих в разложении древесины в Южном Приуралье, при наличии определенной целостности характеристик в пределах отдельных лесных формаций, заметно варьирует в зависимости от продолжительности деструкционного процесса, а также от фракционного состава доступного субстрата. При этом видовое разнообразие микоценоячеек постепенно возрастает как по мере увеличения времени деструкции, так и по мере перехода от мелкого веточного отпада к крупным валежным стволам. Заметим, что такова лишь общая тенденция варьирования видового богатства микоценоячеек, которая несколько отличается в разных типах леса.

Как было показано, существуют группы видов (обозначенные нами как пулы), которые характерны для субстрата того или иного размера, той или иной стадии разложения. На наш взгляд, самым важным в этом плане является тот факт, что в большинстве случаев каждый пул видов существует на некотором "наборе" фракций субстрата или на нескольких стадиях разложения. Поскольку это минимизирует зависимость данных видов от конкретных условий среды (характеристик субстрата), названные виды способны оставаться в микоценозе, существуя в нем в течение неопределенно долгого промежутка времени (при условии стабильности самого лесного фитоценоза). В случае отсутствия в лесном биогеоценозе единиц субстрата с определенными характеристиками, эти виды не исчезают из состава сообщества за счет способности поселяться на субстрате с другими свойствами, которые находятся в пределах экологической пластичности этих видов. Другими словами, происходит как бы ротация видов в пределах определенной группы фракций или состояний древесного субстрата, что часто выражается внешне в высокой преемственности видового состава микоценоячеек в ходе сукцессии. Такие особенности валентности видов грибов по отношению к свойствам субстрата обусловливают устойчивость микоценозов по отношению к изменениям трофического ресурса экосистем. По-видимому, выявленная закономерность является адаптивной чертой микоценозов, направленной на поддержа-

ние стабильности их видового состава в пределах определенных лесных формаций.

Как видно из вышеизложенного, по отношению к грибам (в частности ксилотрофным) теория сукцессий применима лишь в самом общем плане. Структура грибных сообществ закономерно изменяется во времени, адаптируясь к изменениям среды согласно общим экологическим принципам. Однако многие черты сукцессионных смен, разработанных для растительного покрова, к грибам неприменимы. Соответственно и перенесение подходов, разработанных для растительных сукцессий, на сукцессии грибные вряд ли правомерно.

Продолжение исследований сукцессий грибов на древесине разных родов древесных растений в регионе позволит более точно обозначить этапы в процессе деструкции древесины, определить ключевые виды (или их комплексы) и ключевые моменты этого процесса. Знание данных особенностей является залогом успешного, научно обоснованного управления процессами в лесных экосистемах.

# Глава V

# УСТОЙЧИВОСТЬ И СТАБИЛЬНОСТЬ МИКОБИОТЫ

Обсуждая роль структуры в существовании и развитии биосистем, нельзя не затронуть и проблемы устойчивости этих систем. Исследования структурности и устойчивости вполне закономерно связаны между собой. Это в первую очередь определяется тем, что структура и функция зачастую рассматриваются как два диалектически противоположных свойства системы или объекта, проявляющихся в устойчивости и подвижности (Водопьянов, 1974; Новосельцев, 1978). Тем самым сам факт наличия структуры соотносится с определенной выраженностью устойчивости; устойчивость является важнейшей функцией структуры биосистемы, поскольку структура, в конечном счете, это совокупность устойчивых связей объекта. При этом изучение условий устойчивого существования и развития биосистем имеет большую прикладную ценность, поскольку именно наличие устойчивой траектории объекта в фазовом пространстве экологических факторов является основанием для адекватной оценки состояния объекта и прогнозирования ее изменений при варьировании интенсивности действия внешних и внутренних факторов.

Явление устойчивости может рассматриваться применительно к системам разных уровней (устойчивость популяций, сообществ, биоценозов, экосистем). Обсуждая проблему устойчивости, мы ограничиваемся рассмотрением устойчивости сообществ ксилотрофных базидиальных грибов, полагая, однако, что их устойчивость оказывает большое влияние на общую устойчивость лесных биогеоценозов. В этом отношении мы поддерживаем А.А. Титлянову (1992), которая считает, что деструктивное звено — его сохранность при нагрузках, становление или быстрое восстановление, служит ключом к устойчивости биологического круговорота. Таким образом, устойчивость сообществ грибов интересует нас не только сама по себе, но и как маркер устойчи-

вости лесных фитоценозов, в которых данные сообщества обитают.

Однако оценка устойчивости каких-либо объектов требует в первую очередь точного определения: что именно мы понимаем под устойчивостью.

## V.1. Устойчивость как свойство биосистем

Проблемы устойчивости биосистем давно являются объектом пристального внимания исследователей. Многолетние дискуссии о сущности устойчивости привели к появлению большого количества разнообразных подходов и как следствие — отсутствию единого взгляда на природу этого явления (см., в частности, обсуждение понятия устойчивости в работах Г.С. Розенберга (1990), Ю.Г. Пузаченко (1990), В.А. Светлосанова (1990)). В сложившейся ситуации каждый исследователь может (и должен) выбрать для себя ту трактовку понятия устойчивости, которая наиболее соответствует целям и задачам конкретного исследования.

### Основные концепции устойчивости

Анализ позволяет выделить несколько основных подходов к пониманию устойчивости. Наиболее общим выглядит определение М.А. Глазовской (1983): устойчивость, как способность сохранять данный объект в течение некоторого времени. Еще одно достаточно общее определение принадлежит К. Уоддингтону (1970): устойчивость, как способность сохранять траекторию развития объекта.

Ряд авторов рассматривают устойчивость как способность сохранять некоторые жизненно важные параметры на определенном уровне, которая реализуется за счет гомеостатических механизмов системы (Максимов, Лифшиц, Корсак, 1985; Новосельцев, 1978; Югай, 1985).

Многие ученые рассматривают устойчивость как способность противостоять нарушениям среды, преодолевая их с наименьшим ущербом для себя. Соответственно, устойчивость определяется ими как способность объекта восстанавливать прежнее состояние после возмущения (Преображенский, 1983, Пузаченко, 1983); способность "глушить" внешний сигнал, многократно передавая его от одного элемента к другому (Пузаченко,

1983); способность к длительному накоплению вредных воздействий без видимого вреда для себя (Глазовская, 1983); имманентное свойство систем, заключающееся в способности сохранять инвариантную структуру в условиях действия нестабильных факторов (Мовчан, 1982).

В книге "Устойчивость биологических сообществ" (1978) Ю.М. Свирежев и Д.О. Логофет определяют устойчивость как отсутствие или быстрое затухание колебаний в системе. Они считают, что сообщество устойчиво, если траектория его модели в фазовом пространстве не будет выходить за пределы заданной ограниченной области при некоторых возмущениях достаточно широкого спектра.

Пожалуй, наиболее развернутая трактовка устойчивости выглядит следующим образом: устойчивость — способность живой системы путем использования внутренних защитных механизмов противостоять внешним возмущающим воздействиям, адаптироваться к ним без существенного изменения структурно-функциональных особенностей или быстро возвращаться к нормальному состоянию, если это воздействие обусловило лишь временное отклонение системы от заданной программы (Голубець, Царик, 1992). При этом условием устойчивости является гетерогенность элементарного состава биосистем (время, пространственно-временные различия, плотность особей и т.д.).

Некоторым компромиссом выглядит трактовка устойчивости как сложного, многопланового явления, которое может выступать в зависимости от конкретных механизмов, лежащих в ее основе, в разной форме (Арманд, Куприянова, 1979; Holling, 1973; Orians, 1974).

Как видно из вышеприведенных позиций, между ними имеются некоторые, иногда весьма существенные, отличия. Общим является, пожалуй, только один момент — устойчивость является характерной способностью биосистем определенным образом реагировать на изменение условий существования.

Мы считаем необходимым обсудить позицию Я.И. Мовчана (1982), согласно которой семантика понятия "устойчивость" предвидит два возможных понимания термина: "устойчивость чего-то" (экосистемы) и "устойчивость к чему-то" (к фактору). Исходя из такого понимания устойчивости, Я.И. Мовчан полагает, что при воздействии на систему нерегулярного фактора имеет место ситуация "устойчивость к чему-то"; при отсутствии воздействия имеет место ситуация "устойчивость чего-то". Мы счи-

таем, что это утверждение более чем спорно. На наш взгляд, любой объект всегда устойчив (или неустойчив) по отношению "к чему-то" и не может быть "устойчив вообще". Это вытекает из самой сути биосистемы как совокупности элементов, имеющих определенные связи между собой и с условиями абиотической среды. Иная интерпретация устойчивости означает, что некоторый объект или система могут абсолютно соответствовать среде или быть абсолютно изолированными от воздействия внешних факторов.

Исходя из специфики наших исследований мы считаем наиболее приемлемой трактовку К. Холлинга (Holling, 1973), согласно которой устойчивость — это способность адаптироваться к изменившимся условиям, переходя в новое состояние равновесия. По отношению к экосистемам мы принимаем устойчивость в понимании В.А. Светлосанова (1990): устойчивость — способность экосистемы, подверженной воздействиям, сохранять внутренние структурные связи и находиться внутри одной и той же области устойчивого состояния.

Итак, как видно из вышеизложенного, устойчивость представляет собой достаточно широкое понятие, в которое разные авторы включают разные аспекты сохранительных свойств систем.

В некоторых случаях сам термин "устойчивость" заменяется другими, близкими, но не адекватными ему по смыслу. К числу таких понятий относятся упругость, надежность, живучесть, резистентность и толерантность.

Принято считать, что упругость определяет сохранение взаимоотношений внутри системы и является мерой способности системы компенсировать изменение переменных состояния, переменных внешней среды и в то же время сохраняться (Новосельцев, 1978; Свирижев, Логофет, 1978; Casti, 1977; Holling, 1973; Holling, Ewing, 1971). По отношению к экосистемам В.А.Светлосанов (1990) трактует это определение несколько иначе: упругость — способность экосистемы под действием возмущений переходить из одной области устойчивого состояния в другую, сохраняя при этом внутренние структурные связи. Эта позиция предполагает, что у каждой экосистемы существует несколько устойчивых областей равновесия.

Понятие надежности биосистем достаточно хорошо разработано и, соответственно, получило относительно широкое распространение. Под надежностью понимают способность объек-

та (системы) сохранять свою функцию при различных условиях среды и различных внутренних состояниях на протяжении жизни (Артамонов, 1987). Р. Риклефс (1979) определяет надежность как способность системы выдерживать изменения и возобновляться (т. е. эта трактовка близка по смыслу к одному из определений устойчивости). Надежность экосистем обусловливается сформировавшимся в процессе естественного отбора полным соответствием пространственной и функциональной структуры системы условиям внешней среды; материально-энергетическим и информационным соответствием составляющих экосистему трофических блоков, обеспечивающим оптимальные в данных условиях темпы круговорота веществ и трансформации энергии и максимальную продуктивность; большим видовым разнообразием всех трофических блоков, обеспечивающим заменяемость компонентов (Голубец, 1987). Основой явления надежности, так же, как и устойчивости, является гомеостаз (Поликарпов, Егоров. Левченко, 1987). Гомеостаз как процесс саморегуляции обеспечивает существование естественных сообществ на структурной динамической основе ("надежностная структура биосистем" — Кутлахмедов, 1987), создавая условия для их адаптации к факторам среды (Шарашова, 1989).

В некоторых случаях в качестве синонима "надежности" применяют термин "живучесть". Теория живучести решает, по мнению В.Ф. Крапивина (1978), задачи, связанные с нарушением устойчивости системы под влиянием естественного старения и вредных воздействий активных агентов внешней среды. В то же время существует точка зрения, согласно которой вместо термина "надежность" в понимании В.Ф.Крапивина или "устойчивость", используемого Ю.М. Свирежевым и Д.О. Логофетом (1978), следует применять понятие "живучесть" (Реймерс, Яблоков, 1982).

Значительно реже термин "устойчивость" заменяется понятием "резистентность" и "толерантность". При этом "толерантность" (tolerance) — способность организма не ощущать внешние воздействия (в том числе речь идет об устойчивости к патогенам), а резистентность (resistance) — способность блокировать, локализовывать патогенез (Кашкин, 1985; Покровский и др., 1994). Таким образом, эти понятия более конкретны в случаях их применения: а) к организменному уровню организации; б) к единичным объектам, индивидуально взаимодействующими со средой; в общем случае — в физиологии, фитопатологии, аутэкологии (например принцип толерантности Шелфорда)

### Устойчивость и стабильность систем

Пожалуй, основным предметом дискуссии, связанной с проблемами устойчивости, является взаимоотношение между понятиями устойчивости и стабильности. Термин стабильность (stability) также достаточно широко применяется биологами, хотя в общем случае понятие "устойчивость" — "более сильное", чем понятие "стабильность"; из устойчивости всегда следует стабильность, но не наоборот (Мовчан, 1982). Несмотря на присутствие заметных отличий между этими понятиями они очень часто применяются в качестве синонимов (см., например, Емельянов, 1994).

Понимание явления стабильности, так же, как и устойчивости, неоднозначно. Можно выделить три основных подхода к сущности стабильности (Grimm, Wissel, 1997): неизменность объекта (constansy); возврат объекта в исходное состояние после временных воздействий (resilence); "переживание" (persistance).

Понятие персистенции как одного из частных случаев стабильности наиболее широко употребляется в микробиологии. При этом персистенция интерпретируется как длительное переживание возбудителя в организме хозяина (Бухарин, Усвяцов, 1996), способность поддерживать инфекционный процесс в течение относительно длительного периода (Дерябин, 2000). В основе свойства персистентности лежит индифферентность к воздействующим внешним факторам физико-химической и биологической природы, обеспечение стабильных антагонистических эффектов в биоценозе и сохранение жизнеспособности популяции паразита за счет приобретения устойчивости от защитных механизмов хозяина (Бухарин, Усвяцов, 1996; Литвин и др., 1997).

Иногда под стабильностью понимают способность сохранять относительно неизменное состояние под влиянием некатастрофических явлений (Заугольнова, 1985) или же заложенное в генетической программе системы свойство реализовывать в изменчивых условиях среды свою жизненную программу, которая, несмотря на несущественные отклонения, ведет к формированию эталонной системы (Голубец, Царик, 1992).

Также следует отметить весьма интересное определение стабильности как суммы разнообразных устойчивостей во времени (Голубец, Царик, 1992).

Стабильность, на наш взгляд, можно определить как некоторую "разновидность" устойчивости. Доказательством могут служить подходы к оценке устойчивости и стабильности сообществ.

Сообщество или другая биосистема считаются стабильными, когда в результате наблюдений в течение определенного продолжительного периода времени не выявляются существенные изменения показателей данной системы. Результаты таких измерений вряд ли можно соотносить с устойчивым состоянием системы. Здесь может идти речь лишь о ее стабильности, представляющей собой частный случай общей устойчивости, а именно — дименсиональную устойчивость. При этом необходимо оговориться, что на самом деле постоянство учитываемых параметров вообще нельзя считать достаточно верным индикатором устойчивости (особенно, если рассматривать устойчивость в трактовке Холлинга) или стабильности сообщества. Стабильность системы подразумевает незначительное изменение ее характеристик в течение определенного отрезка времени под влиянием циклического (и, следовательно, предсказуемого сообществом) варьирования факторов среды. Но при этом амплитуда изменений свойств сообщества не выходит за определенные пределы, не затрагивает ее "сущностных" характеристик. Это происходит при условии, что варьирование интенсивности действия факторов среды также более или менее жестко лимитировано, поскольку при больших отклонениях от нормальной амплитуды колебания действия фактора в сообществе начинают проявляться необратимые изменения.

Исходя из вышесказанного класс проявлений постоянства систем в случае действия стабильного, регулярного по действию фактора принято рассматривать как "стабильность"; в случае же действия нестабильного, нерегулярного по действию фактора — как "устойчивость" (Мовчан, 1982). Устойчивость представляет собой более сущностную характеристику объекта, которая постоянно имеет место; стабильность же — свойство, проявляемое в неэкстремальных ситуациях.

### Системно-структурный подход и механизмы устойчивости

Ряд исследователей (Водопьянов, 1974; Крапивин, 1978) отмечают активность устойчивости, что ставит вопрос о природе этой активности, механизмах и принципах, лежащих в ее основе. Л.А. Водопьянов (1974) и Э.Г. Шейдеггер (1981) выделяют два типа устойчивости — статическую и динамическую. При этом статическая устойчивость является основным типом и подразумевает наличие жестких связей между элементами системы, в то время как динамическая устойчивость — это устойчивость опре-

деленных состояний или процессов в целом. Л.А. Водопьянов (1974) отмечает, что устойчивость не сводится к сохранению системы вообще, она проявляется в сохранении развития, состояний, направленности. закономерной смене качественных состояний.

Некоторые авторы (Водопьянов, 1974; Исаченко, 1980; Гродзинский, 1982) указывают, что устойчивость зависит от уровня организации системы и ее типа. Например, А.Ф. Плахотник (1981) предполагает, что устойчивость повышается с рангом системы (геосистемы). Однако это явно не универсальная зависимость. М.И. Будыко (1977, с.316), считает, что "устойчивость глобальной экологической системы по отношению к воздействиям внешних факторов не очень велика". На ограниченность устойчивости геосистем указывает также В.А. Анучин (1978).

В терминах системно-структурного подхода устойчивость можно определить как способность системы сохранять свою структуру в условиях действия нерегулярного фактора. Анализ явления устойчивости должен осуществляться на основе системно-структурного подхода и в то же время с учетом эколого-эволюционных аспектов бытия объектов. Заметим, что необходимым условием проявлений устойчивости является целостность биосистем, обусловленная наличием определенных структурных связей (Малышев, 1990). Устойчивость, будучи одной из главных характеристик систем, не существует как нечто возникшее внезапно, а является продуктом длительного эволюционного развития. В общем случае подчеркивается, что наилучшие условия функционирования систем совпадают не с максимумом связей, а с их определенным оптимумом, что расширяет возможности эволюционной пластичности (Эшби, 1962). На устойчивость как продукт эволюционного развития указывает и Я.И. Мовчан (1982).

Следовательно, при анализе проблемы устойчивости необходимо исходить в первую очередь из экологических эволюционных соображений (применительно к определенному классу систем), иными словами, руководствоваться эколого-эволюционным подходом. При этом подходе конкретные биологические проблемы анализируются не в абстрактном виде, а с точки зрения их эволюционного и экологического содержания, в конечном итоге — существования организмов в пространстве и времени, всеобщих связей и отношений, в том числе между живой и неживой природой, а также обществом (Крисаченко, 1982).

Устойчивость может обеспечиваться, соответственно, развитием адаптивных физиологических, биохимических, этологических и других реакций, определенным изменением структуры (Мовчан, 1982). Основой устойчивости во всех случаях выступает адаптация структур, т. е. существование той или иной системы в определенных условиях зависит прежде всего от степени адекватности ее структуры и пластичности к конкретным условиям среды. Адаптивная перестройка структуры, как правило, основывается на механизмах, функционирующих по принципу обратных связей. Таким образом, магистральный путь в изучении устойчивости исследуемого класса систем — это изучение форм проявления организации и генезиса их структуры. В то же время структура системы является отражением действующих факторов, их периодичности и интенсивности.

Стратегии достижения системами устойчивости достаточно разнообразны. Эта проблема затрагивается, в частности, в концепции ценотической замкнутости (Бельгард, 1950; Куркин, 1969, 1973, 1976, 1986). Ценотическая замкнутость заключается в формировании специфического режима, ограничивающего внедрение новых видов (Куркин, 1973). Такая специфическая фитоценосреда (Корчагин, 1964), замкнутость (Куркин, 1969) является фактором стабилизации и достижения устойчивости фитоценосистемы. В качестве других механизмов, обеспечивающих стабильность и устойчивость экосистем, называются фитохроноспектральные (возрастно-структурные) (Работнов, 1950; Уранов, 1965; Смирнова и др., 1976), репродуктивно-регуляционные (Куркин, Матвеев, 1981) механизмы, а также механизмы, основанные на хроно- и полиморфизме (Шмальгаузен, 1968а,б, 1969; Мауринь, 1978; Титов, 1978 и др.).

Большой интерес представляет и временной аспект устойчивости, который, однако, должен быть "увязан" с конкретным типом времени (физическое, геологическое, химическое, биологическое; Вернадский, 1975; Мауринь, 1978). Кроме того, устойчивость является функцией времени жизни доминантов сообщества и времени цикла изменений условий среды (Александрова, 1969; Уиттекер, 1980).

Еще один подход, которому мы хотели бы уделить особое внимание, основывается на концепции функциональной системы. Центральное значение в концепции функциональной системы П.К. Анохина (1978) имеет понятие полезного результата (Сержантов, 1972). Координация взаимодействия элементов сис-

темы осуществляется на основе принципа обратной связи (афферентации), перебирающей все степени свободы и реализующей те из них, которые способствуют достижению полезного результата. В контексте такого подхода система выделяется качественно, на основе оценки связей типа координации и субординации (Куркин, Матвеев, 1981).

Именно функциональный подход является основанием для определения системы К.А. Куркиным и А.Р. Матвеевым (1981), согласно которому динамика всех элементов системы скоординирована и направлена на поддержание существования системы, ее относительной замкнутости, целостности и сфокусирована на осуществление интегральных системных функций.

## *V.2. Устойчивость микоценозов*

Микоценозы, наравне с другими сообществами, характеризуются определенной устойчивостью. Их устойчивость взаимообусловлена устойчивостью лесных фитоценозов. Следовательно, мы можем с высокой степенью достоверности предполагать, что в изучаемом устойчивом лесном биоценозе будет обнаружен устойчивый микоценоз. Соответственно, относительно высокая устойчивость микоценозов может быть принята в качестве индикатора устойчивости леса.

Однако возможность оценки и сравнения устойчивости предполагает наличие определенных подходов и инструментов для измерения этого свойства. В настоящее время нельзя измерить устойчивость в целом (в частности потому, что нет соответствующей "единицы" устойчивости). Представляется возможным измерять устойчивость систем лишь косвенно — путем измерения ряда их параметров (Мовчан, 1982).

Здесь мы в очередной раз сталкиваемся с проблемами, обусловленными спецификой высших грибов, с анатомо-морфологическими и экологическими особенностями, отличающими эти организмы от растений и животных. Естественно, что иные характеристики объектов требуют и специфических подходов к оценке устойчивости.

Проблемам устойчивости и стабильности грибных сообществ посвящено достаточно небольшое количество источников. В большинстве случаев устойчивость микоценозов рассматривается как вторичная по отношению к устойчивости фитоценозов (см., например, Стороженко, 1997). В.А. Мухин (1998) рас-

сматривает устойчивость как результат реализации адаптивного потенциала микобиоты. По его мнению, адаптивный потенциал микобиоты включает три важнейших компонента:

— экологическая пластичность доминантов;
— биологическое разнообразие микобиоты;
— скорость видообразования.

Первый компонент ответствен за приспособление микоценозов к актуальным изменениям условий среды, т. е. определяет их оперативную устойчивость. Второй обеспечивает устойчивость микобиоты при векторизованных изменениях условий среды в масштабах исторического времени (тактическая устойчивость). Тактическая устойчивость во многом обеспечивается наличием ценорезерва биоты, состоящей из малочисленных, редких видов. Третий компонент определяет устойчивость микобиоты к изменениям среды в масштабах геологического времени (стратегическая устойчивость).

### Оценка устойчивости микоценозов

К сожалению, устойчивость может быть оценена нами почти исключительно в форме упоминавшейся выше дименсиональной устойчивости. Наиболее типичными и относительно легко получаемыми показателями дименсиональной устойчивости являются сохранение количества видов в сообществе и сохранение качественного состава сообществ (набора видов). Стабильность сообщества (она же дименсиональная устойчивость) традиционно связывается с сохранением количества видов. Однако есть два противоположных взгляда на характер этой связи. Так, МакАртур (цит. по Одум, 1986) считал, что разнообразие видов должно увеличивать стабильность биотического сообщества. Другими словами, сложность сообщества, возникающая в результате взаимодействия внутри него большого числа видов, обеспечивает устойчивость. Однако Ю. Одум (1986) указывает, что стабильность системы определяется скорее ее функциональной сложностью, чем просто наличием большого числа видов. Сходной точки зрения придерживаются и многие другие авторы (см., например, Вахрушев, Раутиан, 1992; Миркин, 1985; Goodman, 1975).

Некоторые исследования показывают, что в травянистых сообществах с ростом разнообразия стабильность может даже уменьшиться. Снижение устойчивости в результате повышения биоразнообразия в фитоценозах происходит при условии, что

разнообразие не связано с пространственной гетерогенностью среды (Radrigues, Gomez-Sal, 1994).

Так или иначе, большинство авторов совершенно справедливо полагают, что снижение видового разнообразия отрицательно отражается на функционировании и стабильности экосистем (Chapin et al., 1998; Hooper, 1998; Hooper, Vitousek, 1997; Naeem, 1995; Naeem, Li, 1997; Naeem et al., 1994, 1996; Tilman et al., 1997). Впрочем, это зависит от уровня нарушенности экосистемы. В некоторых случаях потери сообществом видов являются вполне закономерным явлением, определяемым, к примеру, сукцессионными процессами.

Мы уже упоминали выше о том, с какими проблемами приходится сталкиваться при проведении мониторинга видового состава ксилотрофных грибов. Постоянная сукцессия грибов на субстрате, фенологические феномены и межгодовые флуктуации видового состава, определяемые цикличностью образования плодовых тел некоторых видов, сильно затрудняют объективную оценку стабильности видовых комплексов грибов. Поэтому применение этих параметров для оценки устойчивости или стабильности микоценозов возможно только в случае проведения тщательных многолетних исследований в каждом рассматриваемом лесном фитоценозе. Однако при этом очень сильно начинают проявляться отклонения видового состава, вызванные сукцессией самих лесных фитоценозов. Исходя из вышесказанного приходится констатировать, что судя по всему этот путь оценки устойчивости микоценозов неприемлем.

Можно подойти к измерению устойчивости с другой стороны — исходя из понимания ее как способности системы под влиянием внешних воздействий изменяться, сохраняя, однако, при этом специфические, характерные черты, отличающие данную систему от других. Вполне естественно, что такая оценка устойчивости подразумевает изначальное определение этих черт.

В первую очередь к таким характеристикам мы относим функциональную структуру. Соответственно, говоря о сохранении функциональной структуры, мы имеем в виду сохранение доминантного комплекса видов (виды-доминанты и кодоминанты). Именно эти виды определяют функциональное “лицо” сообщества, поскольку они являются основными реализаторами процесса деструкции древесного субстрата в том или ином лесном биоценозе. Часто (хотя и далеко не всегда) эти виды узкоспециализированы по отношению к родовой принадлежности

субстрата, и в этом случае их роль в разложении детрита становится исключительно важной, так как они обеспечивают деструкцию субстрата, который преобладает в данном типе леса. Вполне естественно, что изменения в доминантном комплексе свидетельствуют о снижении устойчивости и микоценоза и самого фитоценоза, поскольку в этом случае нарушается выполнение микоценозом его экосистемных функций.

Второй аспект измерения устойчивости микоценозов — оценка сохранения в сообществе на протяжении длительного времени типичных видов — эдификаторов сообществ. Подобные виды, составляющие "ядро" формационных микобиот, мы определяли выше как формационные эндемики. Они далеко не всегда входят в комплекс доминирующих видов, однако их присутствие отражает специфику местообитания микоценоза — видовой состав древостоя. При нарушении среды обитания доля этих видов или резко возрастает (при условии поступления в систему большого количества специфического субстрата), или сокращается (в этом случае они замещаются широкораспространенными малоспециализированными видами). В любом случае изменение участия формационных эндемиков в микоценозах индицирует нарушение его устойчивого состояния. Необходимо оговориться, что значительное участие в микоценозах формационных эндемиков вовсе не является свидетельством устойчивости или стабильности данного сообщества или биоценоза в целом. Как показывают наши исследования, некоторые микоценозы дубрав, находящихся в условиях повышенной антропогенной нагрузки (рекреация, выпас скота) характеризуются высокой долей участия видов — формационных эндемиков. В то же время участие таких видов в неэксплуатируемых лесах зачастую невысоко. Иногда наблюдается и обратное соотношение между уровнем нарушенности экосистемы и долей специфичных видов в микоценозе. Таким образом, следует учитывать, что однократное изучение видового состава микоценозов и оценка участия в них формационных эндемиков отражает не уровень устойчивости, а только специфику сообщества, обусловленную особенностями среды. Объективную картину позволяют получить только многолетние исследования

Мы проводили мониторинг видового состава микоценозов дубрав в пойме р. Урал у г. Оренбурга в 1995—2001 гг. Осенью 1996 г. произошел низовой пожар, вызвавший значительное нарушение как травянистого, так и древесного яруса фитоценоза.

Пирогенный фактор, который является одним из наиболее сильных факторов, оказывающих влияние на растительный покров, не мог не оказать влияния на устойчивость биоценоза и, в частности, на состояние микоценоза ксилотрофных грибов. Выявленный эффект от воздействия пирогенного фактора отражен на рис. 42.

Вплоть до осени 1996 г. количество видов в микоценозе и доля специфичных видов оставалось практически неизменными. После пожара, который изменил количество и качество субстрата, доступного для грибов, наблюдается резкое увеличение видового разнообразия микоценоза, в первую очередь за счет вхождения в него малоспецифичных видов, таких, как Bjerkandera adusta, Trametes versicolor и др. Увеличивается и участие формационных эндемиков (с 2 до 4 видов). Это определяется в первую очередь появлением многочисленных повреждений деревьев, которые возникли в результате пожара. Через них происходит инфицирование деревьев биотрофными грибами (Fistulina hepatica, Inocutis dryophila). По мере исчерпывания количества субстрата, возникшего в результате пожара, число видов в микоценозе постепенно снижается. Однако число видов — формационных эндемиков микоценозов дубрав остается неизменным. Описываемую картину можно интерпретировать следующим образом. Под влиянием пирогенного фактора происходит изменение характеристик местообитания микоценоза (количественные и качественные показатели субстрата, освещенность, температурный режим и т. д.). В связи с этим происходит структурно-функциональная перестройка сообщества, при которой, однако, сохраняется наиболее специфичная его часть. В результате изменений микоценоз достаточно быстро (в течение одного года) переходит из одного устойчивого состояния в другое, продолжая успешно выполнять свои экосистемные функции.

Необходимо оговориться, что уровень сохранения видов-эдификаторов как показатель состояния сообщества применим к микоценозам, которые относятся только к некоторым формационным микобиотам — микобиотам сосняков, дубрав, березняков, осинников, ольшаников.

Как было показано выше, в микобиотах кленовых, липовых, вязовых лесов, а также ивняков и тополевников, специфичные по отношению к субстрату виды (т. е. потенциальные формационные эндемики) практически отсутствуют.

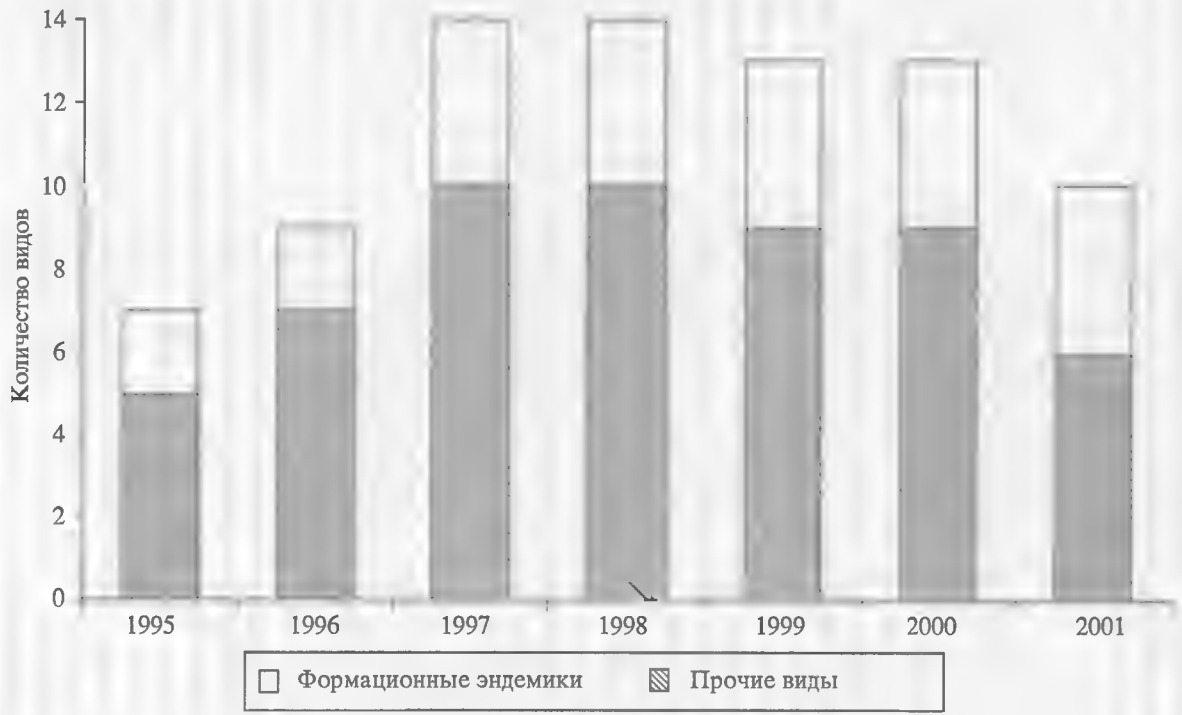



Рис. 42. Изменение участия формационных эндемиков в микоценозе дубравы после пожара

Третий измеримый показатель устойчивости — наличие определенного ценорезерва микоценоза. Говоря о ценности присутствия в микоценозе ряда неспециализированных видов, мы имеем в виду не космополитные виды, такие как Fomes fomentarius, Cerrena unicolor, Stereum subtomentosum, а виды малочисленные, присутствие которых преимущественно обусловливается генезисом биоты территории (реликты) или же другими факторами (редкие виды в широком смысле). Наличие этих видов в микоценозах является залогом вариативности структурных характеристик сообществ, обеспечивающим их тактическую устойчивость (Мухин, 1998). Участие определенного количества этих видов в микоценозах позволяет при изменении условий среды осуществлять структурно-функциональные перестройки за счет изменения позиций данных видов в системе. Однако эти перестройки возможны лишь до некоторого уровня варьирования действия факторов среды, за пределами которого происходит исчезновение видов, сокращение ценорезерва. Таким образом, присутствие подобных видов в сообществе уже само по себе является индикатором его устойчивости и стабильности условий существования. В лесах Южного Приуралья к реликтовым могут быть отнесены Piptoporus pseudobetulinus, Spongipellis spumeus, Steccherinum murashkinskyi, Trametes ljubarskyi (Мухин, 1993). Также следует учитывать присутствие в микоценозах видов, находящихся в регионе на границе ареала (Lenzites warnieri, Phellinus pseudopunctatus, Phellinus rhamnii, Phellinus rimosus, Polyporus ciliatus, Polyporus tuberaster, Tyromyces chioneus; Сафонов, 2000а).

Сравнительный анализ микоценозов, с точки зрения представленности в них редких, малочисленных видов, свидетельствует о том, что наиболее устойчивые сообщества ксилотрофных грибов свойственны лесам Бузулукского бора, поймы р. Урал, Тюльганского и Кувандыкского районов. Проведение более детальной оценки устойчивости микоценозов с помощью этого параметра требует существенного расширения списка видов, входящих в ценорезерв и осуществления мониторинга состояния их популяций.

Четвертый аспект оценки устойчивости — сохранение в микоценозе в течение определенного времени соотношения стено- и эвритрофных видов. Формирование этого соотношения обусловлено особенностями трофических ресурсов, существующих в экосистеме, и направлено на оптимизацию процессов деструкции. Са-

ма по себе большая доля эвритрофных видов в микоценозе не является свидетельством его неустойчивого состояния, так же, как их отсутствие не гарантирует устойчивости. Баланс числа видов с разной субстратной специализацией в сообществе является отражением условий среды, особенностей процесса поступления субстрата, изменения его количественных и качественных характеристик. При резких изменениях лесных фитоценозов изменяются и характеристики детрита, что определят изменение характеристик миценозов ксилотрофных грибов. Соответственно, выявление при многолетнем мониторинге изменения соотношения стено- и эвритрофных видов в микоценозе можно интерпретировать, как свидетельство некоторой потери устойчивости. В большинстве случаев сообщество способно довольно быстро переходить в новое устойчивое состояние. Однако если доля стенотрофных видов сокращается очень существенно, можно предположить, что микоценоз стал неустойчивым, так как изменяется комплекс специфичных видов, теряется его "ядро".

Еще один возможный показатель устойчивости — сохранение соотношения био- и сапротрофных видов. Резкое увеличение количества грибов-биотрофов в микоценозе является, пожалуй, одним из наиболее ярких свидетельств нарушений лесного фитоценоза, поскольку причина их активного расселения — наличие множественных повреждений деревьев, которые становятся "воротами инфекции". В качестве примера можно привести вышеописанную ситуацию с изменением видового состава микоценоза пойменной дубравы р.Урал, в котором в результате пожара заметно возросла доля биотрофных видов. Можно прогнозировать, что через несколько лет биотрофы исчерпают свой трофический ресурс (приведут к гибели деревьев, на которых обитают), и произойдет очередная перестройка структуры микоценоза — возрастет относительная доля грибов-сапротрофов. Таким образом, колебание участия биотрофных и сапротрофных грибов в микоценозах является индикатором состояния фитоценоза.

Другой аспект оценки устойчивости микоценозов — типичность рассматриваемых сообществ для региона. Основой для такой оценки является сентенция, что наиболее часто наблюдаемые во времени и пространстве явления могут считаться и наиболее устойчивыми (Пузаченко, 1990). Следовательно, типичные для лесов Южного Приуралья микоценозы могут считаться наиболее устойчивыми. Это позволяет любой микоценоз, харак-

теристики которого отличаются от таковых у микоценозов, типичных для определенной формационной микобиоты региона, оценивать как неустойчивый, находящийся в состоянии перехода на другой уровень динамической устойчивости. К сожалению, отсутствие разработанных подходов в типологии микоценозов пока не позволяет широко применять этот метод к оценке микоценотической устойчивости.

Еще один способ измерения устойчивости микоценозов — посредством оценки функциональной устойчивости. Мы настаиваем на особой значимости функциональной устойчивости для общей устойчивости сообщества и экосистемы в целом. Как писал В.Н. Новосельцев (1978, с.60): ...“сохранение видового состава и численности отдельных популяций целесообразно лишь постольку, поскольку оно способствует выполнению высших целей — поддержанию максимального потока энергии через систему”. Таким образом, наличие функциональной устойчивости является наиболее важным показателем для оценки современного состояния и прогнозирования развития экосистем. Однако функциональную устойчивость представляется возможным оценить, лишь имея данные многолетнего мониторинга (оптимальный срок — не менее 10 лет). Само измерение устойчивости может производиться через оценку выполнения сообществом ксилотрофных грибов своей экосистемной функции — деструкции древесины. Практически эта оценка может осуществляться с помощью контроля за состоянием детрита. При условии, что существование самого лесного фитоценоза более-менее устойчиво, количество субстрата, поступающего в среду за определенные периоды времени остается почти неизменным. Если система редуцентов и ее важнейшая составная часть микоценоз — функционируют нормально (т. е. устойчивы функционально), то баланс поступления/разложения детрита должен быть относительно постоянным. Практическую оценку функциональной устойчивости микоценоза можно произвести, ежегодно взвешивая субстрат в пределах пробной площади (10×10 м). Мы полагаем, что 10 лет — достаточный период времени, необходимый для объективной оценки функциональной устойчивости микоценозов, так как подобная длительность наблюдений позволяет нивелировать возможные колебания деструкционных процессов, обусловленные межгодовыми колебаниями климатических условий. В настоящее время нами начаты работы по оцен-

ке функциональной устойчивости микоценозов, но полученные результаты мы пока не считаем возможным обсуждать из-за незначительной длительности наблюдений.

* * *

Итак, мы постарались рассмотреть основные подходы к пониманию сути и оценке устойчивости сообществ ксилотрофных грибов; показать значение структурных особенностей микоценозов для существования состояний устойчивости, для адаптации сообществ в изменяющихся условиях среды.

Разработанные нами подходы, возможно, далеки от совершенства, однако насколько они применимы — покажет практика. Только обладая достоверным инструментом для измерения структурности и устойчивости, мы сможем перейти к прогнозированию развития микоценозов и всей системы редуцентов лесных экосистем. Следующим этапом станет разработка приемов, позволяющих контролировать микоценотический компонент биоценозов, умело управлять им Успешное управление столь сложным многовидовым комплексом может осуществляться лишь на основе объективных знаний о роли разных типов структур в поддержании устойчивого состояния сообществ, о механизмах, обеспечивающих адаптацию микоценозов к конкретным условиям среды, их изменениям.

# ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Южном Приуралье в пределах Оренбургской области выявлено 233 вида грибов-макромицетов, представляющих 24 порядка отдела Basidiomycota и относящихся к 108 родам и 48 семействам. Из общего числа видов 151 вид может быть отнесен к дереворазрушающим грибам, т. е. обитает на древесине, и данные виды слагают биоту ксилотрофных грибов области. Разнообразие экологических характеристик входящих в нее видов определяет адаптивный потенциал отдельных микоценозов дереворазрушающих грибов и биоты в целом. При этом важнейшим фактором отбора выступает потребность лесных биогеоценозов в выполнении сообществами грибов своей экосистемной функции — деструкции древесных остатков.

Изучение видового состава, хотя и является базовым компонентом микогеографических и микоэкологических исследований, все же не дает ответы на многие вопросы, касающиеся особенностей адаптации сообществ грибов к условиям среды в разных регионах; не раскрывают особенности деструкционной и продукционной деятельности микоценозов; не позволяет выявить особенности сообществ, обеспечивающие их стабильность и устойчивость.

Переход от видового, аутэкологического подхода к синэкологическому, от уровня отдельных видов к их сообществам — микоценозам подразумевает и изменение методологии исследований. Специфика микоценозов как таковых заключается в их динамичности во времени и пространстве, из-за чего оценка состояния и сравнение микоценозов представляется весьма проблематичным. Вследствие этого в качестве объекта микоценотических исследований должна рассматриваться структура микоценозов. При этом речь идет не только о видовой, но и о других типах структур: трофической, формационной, пространственной, функциональной, временной (динамической). Одни и те же виды в разных условиях проявляют себя по-разному по отношению к факторам среды, что детерминируется не только изменением действия этих факторов, но также и ценотическими условиями, в том числе генезисом сообществ. При этом меняются их реализованные трофические ниши, изменяется роль в сооб-

ществах, доля участия в процессах деструкции древесины и в продуктивности сообществ.

Как отмечалось выше, для микобиоты ксилотрофных грибов также характерна формационная структура, которая характеризует изменчивость свойств микоценозов по лесным формациям. Существование достаточно устойчивых группировок грибов в тех или иных лесных формациях обеспечивает длительное стабильное функционирование лесных экосистем региона. Условием этого является сбалансированность процессов продукции и деструкции в каждой из лесных формаций. Нет сомнений, что устойчивые комплексы продуцентов и редуцентов, комплиментарных друг другу в смысле интенсивности выполняемых противоположно направленных экосистемных функций, возникли в результате длительных коэволюционных преобразований этих экосистем. Иначе говоря, в ходе генезиса каждой из лесных формаций происходил как отбор видов-продуцентов, способных успешно производить первичную продукцию в конкретных условиях среды, так и отбор видов-деструкторов, способных в сроки, также определяемые условиями среды, производить возврат питательных веществ в экосистему за счет их перевода в формы, легкодоступные для других организмов.

Для большинства микоценозов, находящихся в схожих условиях, характерно определенное постоянство особенностей типов структур, которые являются носителями сохранительных свойств грибных сообществ по отношению к тем или иным факторам среды или их комплексному воздействию. Они закономерно изменяются в широтном и долготном градиентах, являясь отражением изменений специфики условий лесных фитоценозов. Неслучайное распределение микоценозов со сходными характеристиками структур в комплексном экологическом градиенте является основой формирования определенных комплексов микоценозов в пределах микобиоты: биотопических, формационных, зональных. Наличие зональных комплексов позволяет перейти к микогеографическому районированию, которое должно стать важным инструментом познания особенностей адаптации сообществ грибов к условиям среды.

Как уже говорилось выше, характеристики микоценозов весьма динамичны, что обусловлено не столько их быстрым реагированием на изменение условий среды, сколько внешним проявлением адаптации отдельных видов и сообществ грибов к варьированию условий среды в пределах годовых или межгодовых флук-

туаций климатических показателей. Эта адаптация выражается в первую очередь в особенностях фенологии микоценозов, проявления которой зачастую существенно нарушают реальную картину сообщества, препятствуя выявлению полного видового состава сообществ, особенностей их структур. Однако даже с учетом влияния фенологии грибов, особенности микоценозов не остаются константными. Для них, так же, как для фитоценозов и зооценозов, характерны сукцессионные преобразования. При этом сукцессии происходят как в масштабах микоценоячеек, т. е. на отдельных единицах субстрата, так и в миценозах в целом. Ксилотрофные грибы как организмы, существование которых сильно зависит от трофического ресурса, способны достаточно быстро реагировать на изменение количественного и качественного состава детрита. Вследствие этого в лесных фитоценозах, в которых происходят восстановительные сукцессии, микоценозы могут рассматриваться в качестве индикаторов стадии сукцессии растительности, являясь по сути одним из механизмов восстановления стабильности в биогеоценозах после нарушений.

Вопросы особенностей типов структур микоценозов, а также устойчивости сообществ, тесно взаимосвязаны. Исследования, проводимые в этом направлении, должны быть четко сориентированы на достижение конечной цели: получение максимально объективного представления о жизнедеятельности микоценозов, а также разработку инструментария для управления деструктивным звеном фитоценозов. На наш взгляд, алгоритм исследований биоты ксилотрофных грибов региона должен выглядеть таким образом, как это приведено на рис. 43.

Структурно-функциональные характеристики микоценозов ксилотрофных грибов являются базой для их устойчивого существования и развития. Используя данные о структуре сообществ грибов, зная закономерности их изменения и роль в адаптации микоценозов к условиям среды, можно перейти к новому, прогностическому уровню исследований. Эти данные позволят проводить оценку состояния микоценозов — их стабильности и устойчивости. Последний аспект особенно важен, поскольку только устойчивые сообщества могут обеспечивать стабильное выполнение деструктивной функции в экосистемах. Соответственно устойчивость микоценозов может являться индикатором устойчивости лесных биогеоценозов. На основе исследований условий устойчивого существования лесных фитоценозов и микоценозов возможен переход к управлению лесными биоценозами.


Рис. 43. Схема этапов анализа биологических данных для управления биотой территории.

*Типы структуры:* A — ландшафтная структура территории; B — экологическая структура биоты (видовое разнообразие); C — пространственная структура биоты; D — функциональная структура биоты.

# ЛИТЕРАТУРА

*Абрамчук А.В., Горчаковский П. Л.* Формирование и антропогенная деградация луговых растительных сообществ в лесостепном Зауралье // Экология, 1980. № 1. С. 22—34.

*Александрова В.Д.* Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника.Т. 3. М.; Л.:Наука,1964. С. 300—447.

*Александрова В.Д.* Классификация растительности. Л.: Наука,1969. 275 с.

*Алексеев А.* Материалы к микологической флоре Татарской республики // Изв. Казан. ин-та сел.хоз-ва и лесоводства, 1926. № 1. С. 60—97.

*Алехин В.В.* География растений. М.: Советская наука,1944. 455 с.

*Алимов А.Ф.* Биоразнообразие как характеристика структуры сообщества // Изв. Рос. АН. Сер. биол., 1998. № 4. С. 434—439.

*Анохин П.К.* Избранные труды. Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука,1978. 400 с.

*Анучин В.А.* Основы природопользования: Теоретический аспект. М.: Мысль, 1978. 290 с.

*Арефьев С.П.* Ординация патогенных дереворазрушающих грибов в системе среда-субстрат-сукцессия // Биол. и интегрир. защита леса: Тез. докл. междунар. симп. Пушкино, 1998. 7—11 сент. Пушкино, 1998. С. 3.

*Арефьев С.П., Мухин В.А.* Структурно-функциональная организация ценоячеек ксилотрофных базидиомицетов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. IV Международной конференции). М., 1997. С. 7—9.

*Арманд А.Д., Куприянова Т.П.* Устойчивость геосистем // Изв. АН СССР. Сер.геогр., 1979. № 6. С. 81—82.

*Артамонов Ю.Г.* Биологические механизмы надежности (эскиз) // Надежность и гомеостаз биологических систем. Киев: Наукова Думка, 1987. С. 35—39.

*Астапенко В.В.* Что такое микоценоз, фитоценоз и биоценоз с позиций системного подхода // Микология и фитопатология, 1989. Т. 23. Вып. 6. С. 505—509.

Атлас Оренбургской области. Омск, 1993.

*Базилевич Н.И.* Биогенные и абиогенные процессы в лесных, степных и пустынных экосистемах // Биогеография и география почв. Матер. XXIII Междунар. географ. конгресса. Секция 4. М., 1976. С. 58—62.

*Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Особенности функционирования травяных экосистем в сравнении с лесными и пустынными // Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978. С. 65—100.

*Балтаева Г.М.* Трутовые грибы заповедных лесов Узбекистана // Изучение грибов в биогеоценозах. Тез. докл. IV Всесоюзн. конф., 1988. Пермь, 12—16 сент. Свердловск, 1988. С. 6.

*Балтаева Г.М.* Трутовые грибы (сем. Polyporaceae, Ganodermataceae, Hymenochaetaceae) УзССР // Новости систем. низш. раст., 1993. Т. 29. С. 32—36.

*Баранецкий Г.Г., Мороз П.А., Баранецкая М.Н.* Аллелопатический фактор как одна из причин экологической сукцессии // V респ. конф. по пробл. аллелопатии. Тез. докл. (5—9 октября 1982 г. Киев; Белая Церковь). Киев: Наукова Думка,1982. С. 46—47.

*Баранов С.А.* О негэнтропийной тенденции в эволюции естественных и антропогенных биоценозов // Проблемы создания замкнутых экологических систем. М.: Наука, 1967. С. 217—221.

*Барсукова Т.Н.* Ксилотрофные грибы и миксомицеты Алтайского заповедника по сборам 1995 г. // Многолетняя динамика природных процессов и биологическое разнообразие заповедных экосистем Центрального Черноземья и Алтая. Тр. Центр.-черноземн. запов., 1997. № 15. С. 203—208.

*Бауэр Э.С.* Теоретическая биология. М.; Л., 1935. 43 с.

*Бейдеман И.Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974.

*Беклемишев В.И.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд.биол., 1951. Т. 56. № 5. С. 3—30.

*Бельгард А. Л.* Лесная растительность юго-востока УССР. Киев: Изд-во КГУ, 1950. 263 с.

*Берг Л.С.* Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР. Ч. 1. Изд. 2-е. Л: Изд-во ЛГУ, 1936. 427 с.

*Бондарцев А.С.* Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.

*Бондарцев А.С.* Пособие для определения домовых грибов. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 80 с.

*Бондарцева М.А.* Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. М., Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 9—25.

*Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х.* Определитель грибов СССР: (Афиллофоровые). Л.: Наука, 1986. Вып.1. 192 с.

*Бондарцева М.А., Свищ Л.Г.* Жизненные формы дереворазрушающих грибов на границах ареалов // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. "Изучение грибов в биогеоценозах". Свердловск, 1988. С. 7.

*Бондарцева М.А., Свищ Л.Г.* Ареалогическая характеристика некоторых видов трутовых грибов, распространенных в Средней Азии // Тез. докл. XIII конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ташкент, 1989. С. 98—99.

*Бондарцева М.А., Свищ Л.Г., Балтаева Г.М.* Некоторые закономерности распространения трутовых дереворазрушающих грибов // Микология и фитопатология. 1992. Т. 26. Вып.6. С. 442—447.

*Бондарцева М.А., Уранчимэг Г.* Афиллофоровые грибы Хэнтейского района Монголии // Новости систем. низш. раст., 1993. Т. 29. С. 42—44.

*Бриллюэн Л.* Наука и теория информации. М.: Физматгиз, 1960. 392 с.

*Бриллюэн Л.* Научная неопределенность и информация. М.: Мир, 1966. 271 с.

*Будыко М.И.* Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 328 с.

*Бурова Л.Г.* Группировки макромицетов в лесных биогеоценозах (подзона широколиственно-еловых лесов). Автореф. дис. ... к.б.н. Л.: БИН АН СССР, 1971. 21 с.

*Бурова Л.Г.* Грибы в лесных биогеоценозах // Бюлл. МОИП. Отд.биол., 1976. Т. 81. Вып. 3. С. 144—153.

*Бурова Л.Г.* Экология макромицетов в лесных сообществах. Автореф.дисс. ... д.б.н. М.: ИЭМиЭЖ им.А.Н.Северцова, 1984. 40 с.

*Бурова Л.Г.* Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 224 с.

*Бурова Л.Г.* Роль грибов в биодеструкции органических веществ в природных экосистемах // Изучение грибов в биогеоценозах. Тез. докл. IV Всесоюзн. конф., Пермь, 1988. 12—16 сент. Свердловск, 1988. С. 9.

*Бухарин О.В., Усвяцов Б.Я.* Бактерионосительство (медико-экологический аспект). Екатеринбург: УрО РАН, 1996.

*Быков Б.А.* Геоботаника. Изд. 2-е. Алма-Ата: Изд-во АН Каз.ССР, 1957. 382 с.

*Вакуров А.Д.* Условия разрушения и сроки сохранности древесины в Северной тайге // Лесн. журн., 1974. Т. 2. № 17. С. 162—164.

*Ванин С.И.* Главнейшие грибные болезни Бузулукского бора Самарской губернии // Материалы по микол. и фитопатол. Т. VIII, Ч. 1. Л., 1929. С. 238—256.

*Ванин С.И.* Гниль дерева. Ее причины и меры борьбы. М.;Л.: Сельхозгиз, 1930. 165 с.

*Ванин С.И.* Курс лесной фитопатологии. Ч. 1 М.;Л.: Сельхозгиз, 1931. 326 с.

*Ванин С.И.* Фаутность сосновых и березовых древостоев Свердловской области и ее влияние на выход и качество ассортиментов. Лесн.пром., 1944. № 1—2.

*Ванин С.И., Соловьев Ф.А.* Фаутность сосново-лиственничных древостоев Свердловской области // Сб. науч. трудов Уральского лесотехн. ин-та. М.;Л., Гослестехиздат, 1948.

*Василевич В.И.* Изменение разнообразия сообществ в ходе сукцессии лесной растительности в пойме // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уфа, 1971. С. 116—123.

*Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.

*Василевич В.И.* Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН. 1990. 14—15 фев., 14—15 мая. СПб., 1992. С. 162—171.

*Василевич В.И., Ипатов В.С.* Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн.общ.биол., 1969. Т. 30. № 6. С. 643—651.

*Васильева Л.Н.* Об изучении грибов при проведении исследований продуктивности наземных сообществ по международной биологической программе // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 2. Новосибирск, 1965. С. 224—228.

*Васильков Б.П.* Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 86 с.

*Вахрушев А.А., Раутиан А.С.* Исторический подход в экологии: сущность и перспективы // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН, 1990. 14—15 фев., 14—15 мая. СПб., 1992. С. 81—91.

*Вернадский В.И.* Размышления натуралиста. Пространство и время в неживой и живой природе. М.: Мысль,1975. 173 с.

Визначник грибів України. Т.V. Базидіоміцети. Книга 1. Экзобазидіальні, Афілофоральні, Кантарелальні. Київ: Наукова Думка, 1972.

*Винер Н.* Кибернетика и общество. М.: Изд-во иностр.лит., 1958. 200 с.

*Водопьянов П.А.* Устойчивость в развитии живой природы. Минск: Наука и техника,1974. 158 с.

*Волькенштейн М.В.* Молекулы и жизнь. М.: Наука,1965. 504 с.

*Волькенштейн М.В.* Молекулярная биофизика. М.: Наука,1975. 516 с.

*Воронков Н.А.* Лесорастительные условия и гидрология Бузулукского бора // Лесоводственные исследования в Бузулукском бору. Оренбург, 1974.

*Воронцовский П.П.* О микологической флоре окрестностей г.Оренбурга // Тр. Об-ва изучения Киргиз. края. Оренбург, 1921. Вып. 1. С. 92—95.

*Второв П.П., Второва В.Н.* Эталоны природы: Проблемы выбора и охрана. М.: Мысль, 1983. 207 с.

*Высоцкий Г.Н.* Бузулукский бор и его окрестности (между долинами рек Кинеля и Самары) // Лесной журнал, 1909. Вып. 10.

*Герасимов И.П.* Биосфера Земли. М.: Педагогика,1976. 96 с.

*Гильманов Т.Г.* Математическое моделирование биогеохимических циклов в травянистых экосистемах. М.: Изд-во МГУ, 1978. 193 с.

*Глазовская М.А.* Принципы классификации природных геосистем по устойчивости к техногенезу и прогнозное ландшафтно-геохимическое районирование // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 61—78.

*Гленсдорф П., Пригожин И.* Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. М.: Мир, 1973. 280 с.

*Годнев Е.Д.* Бузулукский бор. М.;Л.: Гослесбумиздат,1953. 96 с.

*Годнев Е.Д., Годнев Л.Е.* Лесные культуры в сухих сосняках Бузулукского бора. М.: БНТИлесхоз, 1971. 60 с.

*Голубец М.А.* Актуальные вопросы экологии. Киев: Наукова думка, 1982. 158 с.

*Голубец М.А.* Надежность и гомеостаз экосистем // Надежность и гомеостаз биологических систем. Киев: Наукова Думка, 1987. С. 181—184.

*Голубець М.А., Царик И.В.* Стабильность и устойчивость важные функциональные особенности // Проблемы устойчивости биол. систем. М.: Наука, 1992. С. 32—40.

*Гордиенко П.В.* Экологические особенности дереворазрушающих грибов в лесных биоценозах среднего Сихотэ-Алиня. Автореф.дис. ... канд.биол.наук. М.: МГУ, 1979.

*Гордиенко П.В.* Особенности расселения некоторых видов ксилотрофов на субстрате с различными параметрами // Микол. и фитопатол., 1986. Т. 20. Вып. 2. С. 131—134.

*Гордиенко П.В.* Экологические особенности ксилотрофной микобиоты на гарях // Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии: Сб.трудов междунар. конф., посвящ. 80-летию каф.микологии и альгологии МГУ и 90-летию со дня рожд. М.В.Горленко. М., 1998. С. 176—178.

*Горский Ю.М.* Гомеостатика: изучение механизмов поддержания гомеостаза в организме и в человеческих коллективах // Гомеостаз на разных уровнях организации биосистем. Новосибирск: Наука, 1991. С. 174—182.

*Горшин С.Н.* Дождевание древесины. М.;Л.: Гослесбумиздат, 1953. 224 с.

*Гродзінський А.М.* Основи хімічноі взаемодіі рослин. Київ: Наукова Думка, 1973. 206 с.

*Гродзінський М.Д.* Стійкість геосистем південно-західного равнинного Криму / теоретико-методичний підхід та деякі результати досліджень // Вісник Київск. ун-ту. Географія, Вип.24. Київ: Вища школа,1982. С. 52—56.

*Гулмагарашвили В. Х.* Афиллофоровые грибы Восточной Грузии. Автореф.дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1977.

*Давиденко М.В.* Рекомендации по борьбе с корневой губкой в сосняках Бузулукского бора. М., 1979. 16 с.

*Давиденко М.В.* Корневая губка в Бузулукском бору и меры борьбы с ней // Защита леса от вредителей и болезней, 1980. С. 212—225.

*Давиденко М.В.* Корневая губка в культурах сосны Бузулукского бора и разработка мер борьбы с ней. Автореф. дис. ... канд.с-хоз. наук. Л., 1986.

*Давыдкина Т.А.* Стереумовые грибы Советского Союза. Л.: Наука, 1980. 143 с.

*Даркшевич Я.Н.* Бузулукский бор. Чкалов: Чкалов. кн. изд-во, 1953. 88 с.

*Демидова З.А.* Базидиальные грибы, поражающие древесину на Урале // Труды ин-та биологии. УрФАН СССР. Свердловск, 1963. Вып. 32.

*Демьянов В.А.* О понятии "лесостепь" // Изв. РАН, Сер. Биол., 1996. № 2. С. 153—159.

*Дерябин Д.Г.* Стафилококки: экология и патогенность. Екатеринбург: УрО РАН, 2000.

*Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

*Добровольський І.А.* Деякі наслідки біогеоценологічних досліджень у Криворізькому басейні // Біогеоценологічні дослідження на Україні. -Тез. докл. І респ. наради (28—30 жовтня 1975 р., м.Львів). Львів: Вільна Україна, 1975. С. 173—175.

*Дохман Г.И.* К аналитическому изучению структуры фитоценозов северной (луговой) степи // Тр. Центрально-Черноземного заповедника. 1960. Вып. 6. С. 51.

*Дьяченко И.П.* О стратегиях формирования биоразнообразия // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. междунар. научн. конф. Оренбург, 2001. 30—31 янв. Оренбург, 2001. С. 345—346.

*Емельянов И.Г.* Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи соврем. биол., 1994. Т. 114. № 3. С. 304—318.

*Жижин М.П.* Використання трав"яного покриву як індикатора рекреаційних змін структури соснових біогеоценозів // Біогеоценологічні дослідження ва Україні. Тез. доп. 1 респ. наради (1975. 28—30 жовтня). Львів: Вільна Україна,1975. С. 71.

*Жуков А.М.* К микофлоре черневой тайги Салаира // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 2. Новосибирск, 1972. С. 166—177.

*Жуков А.М.* Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 247 с.

*Жуков А.М.* Дереворазрушающие грибы Приморья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука, 1980. С. 144—183.

*Жуков А.М.* Очерк флоры патогенных грибов лесов Южного Приобья (Западная Сибирь). Деп. ЦБНТИлесхоз. 1985. № 436-лх. 126 с.

*Жуков Н.И* Философские основы кибернетики. Минск: Изд-во БГУ, 1970. 116 с.

*Загускин С.Л.* Колебательные процессы основа гомеостаза // Гомеостаз на разных уровнях организации биосистем Новосибирск: Наука, 1991а. С. 220.

*Загускин С.Л.* Энергетические механизмы клетки: гомеостаз и биоритмы // Гомеостаз на разных уровнях организации биосистем. Новосибирск, Наука, 1991б. С. 51—58.

*Заугольнова Л.Б.* Оценка степени динамичности ценопопуляций растений в пределах одного фитоценоза // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 45—63.

*Земятчинский П.А.* Бузулукский бор в геологическом и гидрологическом отношениях, с кратким обозрением почв // Тр. опытного лесничества, 1904.

*Зубков А.Ф.* Биогеоценотические объект-элементы и подходы к их изучению // Экология, 1996. № 2. С. 89—95.

*Иванов А.И.* Макромицеты дубрав Пензенской области. I. Ксилотрофы // Микол. и фитопатол., 1985. Т. 19. № 5. С. 383—387.

*Ивашов А.В.* Биоценологические системы и их атрибуты // Журн.общ.биол., 1991. Т. 52. № 1. С. 115—128.

*Ильин А.Я.* Системно-структурный подход в познании живого. Концепция уровней, основных форм организации биосистем // Философия и современная биология. М.: Политиздат, 1973. С. 120—137.

*Казанцева Л.К.* К вопросу о скорости опада древесины некоторых пород в условиях Полярного Урала // Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных за 1968 г. Свердловск, 1970. С. 83—86.

*Каламээс К.А.* Агариковые грибы Эстонии: Автореф. дис. . докт. биол.наук. Таллин, 1975. 110 с

*Каратыгин И.В.* Материалы к микофлоре двух лесных ассоциаций Тасеевского района Красноярского края // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 2. Новосибирск, 1965. С. 134—138.

*Карпов В.Г.* Стабилизирующие функции межвидовой конкуренции в структурной организации и динамике субклимаксовых сообществ ели таежной зоны // V респ. конф. по пробл. аллелопатии. Тез. докл. Киев: Наукова Думка,1982. С. 13—14

*Картавенко Н.Т.* Грибы, вызывающие гниль древесины растущего кедра на Урале // Тр.Ин-та биол. УФАН СССР. Свердловск, 1955. Вып. 6.

*Картавенко Н.Т.* Грибные болезни сосны островных боров лесостепи Зауралья // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1960. Вып. 15. С. 107—130.

*Картавенко Н.Т., Колесников Б.П.* К вопросу о скорости распада порубочных остатков на сплошных вырубках // Ин-т биологии Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1962. Вып. 28. С. 119—130.

*Кашкаров Д.Н.* Среда и сообщество /Основы синэкологии/. М.: Медгиз, 1933. 244 с.

*Кашкин К.П.* Уровни регуляции иммунного ответа на инфекционного агента // Молек. и клет. регул. инфекц. иммунитета. М., 1985. С. 3—9.

*Коган А.Б.* Некоторые основные понятия биокибернетики. Общие проблемы биокибернетики // Биологическая кибернетика / Под ред. А.Б. Когана. Изд. 2-е, перараб. и доп. М.: Высшая школа, 1977. С. 8—67.

*Колесниченко М.В.* Биохимические влияния древесных растений. М.: Лесн. пром., 1976.

*Кордияко Н.Г.* Субстратная специализация ксилотрофных грибов лесных экосистем // Лес, наука, молодежь: Матер. Междунар. науч.конф. мол. ученых. Гомель, 1999. 5—7 окт. Т. 2. Гомель, 1999. С. 185—186.

*Коржинский С.И.* Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Ч. 2 // Тр. об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. Казань, 1981. Т. 22. Вып.6. 201 с.

*Корчагин А.А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. III. М; Л: Наука, 1964. С. 63—131.

*Крапивин В.Ф.* О теории живучести сложных систем. М.: Наука, 1978. 248 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Под ред. В.Н.Большакова и П.Л.Горчаковского. Екатеринбург, 1996. 279 с.

*Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.* Принципы усложнения механизмов устойчивости экологических систем // Проблемы устойчивости биол. систем. М.: Наука, 1992. С. 40—50.

*Крашенинников И.М.* Основные пути развития Урала в связи с плаеогеографией Северной Евразии в плейстоцене // Сов.ботаника, 1939. № 6—7.

*Кремянский В.И.* Структурные уровни живой материи. М.: Наука, 1969. 291 с.

*Крисаченко В.С.* О комплексном подходе при изучении живого // Философские проблемы современного естествознания. Вып.53. Киев: Вища школа,1982. С. 42—49.

*Ксенофонтова В.И.* Биология ложного осинового трутовика Phellinus tremulae (Bond.) Bond. et Boriss. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1984.

*Кузнецов В.И.* Принцип причинности и его роль в познании природы // Проблема причинности в современной физике. М.: Наука, 1960. С. 62—63

*Кузнецов Н.И.* Флора грибов, лишайников, мхов и сосудистых растений Мордовского заповедника // Тр. Мордовского гос.заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 1. Саранск: Мордовское кн. изд-во, 1960. С. 71—128.

*Куркин К.А.* Основные закономерности и типы циклов климатогенной изменчивости луговых биогеоценозов Барабинской лесостепи // Вопросы ценологии, географии, экологии и использования растительного покрова СССР. Проблемы ботаники. Т. 11. Л.: Наука, 1969. С. 173—182.

*Куркин К.А.* Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 137—147.

*Куркин К.А.* Системные исследования лугов. М.: Наука,1976. 284 с.

*Куркин К.А.* Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению // Бюл. Моск.о-ва испытателей природы. Отд.биол., 1986. Т. 85. Вып. 3. С. 40—56.

*Куркин К.А., Матвеев Р.А.* Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов /системно-иерархический подход // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1981. Т. 86. Вып. 4. С. 54—74.

*Кутлахмедов Ю.А.* Иерархическая организация гомеостаза и иерархия доз облучения // Надежность и гомеостаз биологических систем. Киев: Наукова Думка, 1987. С. 40—47.

*Кычанова Н.И.* Трутовые грибы Удмуртии // Природные комплексы Удмуртской АССР. Ижевск, 1972. С. 47—55.

*Лавренко Е.М.* Степи СССР // Растительность СССР Т. 2. М.:Л.: Изд-во АН СССР, 1940.

*Левич А.П.* Структура экологических сообществ // Биологические науки, № 10 (166), 1977. С. 63—74.

*Левич А.П.* Экстремальный принцип в теории систем и видовая структура сообществ // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1978. Т. 1. С. 164—183.

*Литвин В.Ю., Гинцбург А.Л., Пушкарева В.И., Романова Ю.М., Боев Б.В.* Эпидемиологические аспекты экологии бактерий. М.: РАМН, 1997. 255 с.

*Ловас П.С.* Біоекологічні особливості Laetiporus sulphureus (Bull.) Bond. et Sing. і Polyporus squamosus Huds.ex Fr. В Закарпатті // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Сер. биол., 1999. № 6. С. 32.

*Логгинов В.Б.* Антропогенная имитация естественных лесных микросукцессий // V республиканская конференция по проблемам аллелопатии. Тез. докл. Киев: Наукова Думка, 1982. С. 53—55.

*Любарский Е.Л.* Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1976. 158 с.

*Любарский Л.В., Васильева Л.Н.* Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1975. 164 с.

*Ляпунов А.А.* Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука, 1980. 336 с.

*Мазинг В.В.* Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова // Изв. АН ЭССР, 1965. Т. 14. № 1. С. 98—111.

*Мазинг В.В.* Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Труды МОИП, 1966. Т. 27. С. 117—127.

*Максимов В.Н., Лифшиц А.В., Корсак М.Н.* Об оценке способности экосистем к саморегуляции // Биол. науки, 1985. Т. 262. № 10. С. 101—105.

*Малышев Ю.С.* Общие подходы к проблеме целостности биосистем // Проблемы устойчивости биологических систем. Тез. докл. Всесоюзн. школы, 1990. 15—20 окт. Харьков, 1990. С. 30—32.

*Марков В.М.* Новые находки трутовых грибов на территории Удмуртии // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. Екатеринбург: УрО АН СССР, 1990. С. 68—69.

*Мауринь А.М.* Принцип необратимости в моделировании биоэкологических систем // Моделирование и прогнозирование в экологии. Рига: Изд-во Латв. гос. ун-та, 1978. С. 16—27.

*Мейер Е.И.* Определитель дереворазрушающих грибов. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1953.

*Мелюхин С.Т.* О структуре диалектического материализма и месте философских вопросов естествознания // Философские науки, 1967. № 2. С. 103—111.

*Месарович М., Мако Д., Такахара И.* Теория иерархических многоуровневых систем. М.: Мир, 1973. 344 с.

*Миловидова Л.С., Плац М.Ш., Толстова Н.Ю.* Видовой состав базидиальных грибов Томского Приобья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука, 1980. С. 183—213.

*Милсум Дж.* Анализ биологических систем управления. М.: Мир, 1968.

*Мильков Ф.Н.* Лесостепь Русской равнины. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 296 с.

*Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 126 с.

*Миркин Б.М.* Рец. На книгу: R.P.McIntosh. The continuum continued: John Curtis influence on ecology Madison, 1993 // Журн.общ.биол., 1994. Т. 55. № 2. С. 253—255.

*Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.

*Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

*Мирчинк Т.Г.* Почвенные грибы как компонент биогеоценоза // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Изд-во МГУ, 1984.

*Мовчан Я.И.* Анализ устойчивости степных фитоценозов в связи с их структурой. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1982. 18 с.

*Молчанов А. А., Преображенский Л.Ф.* Лес и лесное хозяйство Архангельской области // Тр. Ин-та леса АН СССР, 1957. С. 12—17.

*Морозов Г.Ф.* Типы лесных насаждений // Энциклопедия русского сельского хозяйства, 1907.

*Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. М.;Л.: Гослесбумиздат, 1949. 456 с.

*Мурашкинский К.Е.* Горно-таежные трутовики // Тр. Омского с.-х. ин-та. Омск, 1939. Т. 17. С. 75—108.

*Мурашкинский К.Е.* Трутовики Сибири. II. О некоторых видах на лиственных породах. Омск, 1940. 27 с.

*Мухин В.А.* Сукцессии грибов при разложении древесины в сосняках зеленомошно-ягодниковых // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1977. С. 23—30.

*Мухин В.А.* Структура флоры базидиальных дереворазрушающих грибов евроазиатской части Голарктики (СССР) // Микол. и фитопатол., 1978. Т. 12. № 1. С. 55—60.

*Мухин В.А.* Численность ксилотрофных базидиальных грибов в гипоарктических редколесьях Приобской лесотундры // Биологические проблемы Севера (Тез. докл. X симпозиума). Магадан, 1983. Ч. 1. С. 158—159.

*Мухин В.А.* Структура сообществ ксилотрофных базидиомицетов и вопросы их классификации // Ботанические исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 7.

*Мухин В.А.* Флора и экология ксилотрофных базидиомицетов предлесотундровых редколесий Северного Приобья. Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 70 с.

*Мухин В.А.* Уровни пищевой специализации и трофические ниши ксилотрофных базидиомицетов. // Экология и защита леса. Экология лесных животных. Л., 1986. С. 91—95.

*Мухин В.А.* Микоценоячейки ксилотрофных базидиомицетов как структурные элементы консорций древесных // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1987. С. 91—97.

*Мухин В.А.* Флора ксилотрофных базидиальных грибов предлесотундровых редколесий Северного Приобья // Микология и фитопатология, 1987. Т. 21. Вып. 2. С. 130—134.

*Мухин В.А.* Микоценоячейка как элементарная единица ценотической организации у ксилотрофных базидиомицетов // Ботан.исследования на Урале. Свердловск: УрО АН ССР, 1988. С. 73.

*Мухин В.А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с.

*Мухин В.А.* Экология процессов биологического разложения // Эколого-водохозяйственный вестник. Екатеринбург: УГТУ, 1998. С. 128—135.

*Мухин В.А., Степанова Н.Т.* Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в процессе минерализации древесины // Структурно-функциональные взаимосвязи в биогеоценозах Южного Урала. Свердловск, 1979. С. 109—116.

*Мухин В.А., Степанова Н.Т.* Трутовые грибы Приобской лесотундры // Микология и фитопатология, 1982. Т. 16. Вып. 1. С. 12—16.

*Мухин В.А., Степанова Н.Т.* Роль кортициевых грибов в разложении древесины на Ямале // Микология и фитопатология, 1983. Т. 17. Вып. 4. С. 345—348.

*Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

*Мюллер П.* Индикаторы и видовое разнообразие как критерии качества среды в урбанизированных зонах // Биогеография и география почв. Матер. XXIII Междунар. географ. конгресса. Секция 4. М., 1976. С. 25—29.

*Мюллер Э., Леффлер В.* Микология. М.: Мир, 1995. 343 с.

*Нагель П.* Биоценозы как пулы информации для характеристики состояния геосистем // Биогеография и география почв. Матер. XXIII Междунар. географ. конгресса. Секция 4. М., 1976. С. 30—34.

*Наумов Н.А.* Грибы Урала // Зап. Уральского об-ва любителей естествознания. 1915. Т. 35. Вып. 1—3.

*Наумов Н.П.* Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журнал общ. биологии, 1973. Т. 34. № 6.

*Нахуцришвили И.Г.* Агариковые грибы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1975. 209 с.

*Негруцкий С.Ф.* Корневая губка. М.: Лесн. пром., 1973. 200 с.

*Негруцкий С.Ф.* Корневая губка. М.: Агропромиздат, 1986. 196 с.

*Неуструев С.С.* Бузулукский уезд Самарской губернии, 1926.

*Николаева Т.Н.* Флора споровых растений СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. VI: Грибы (2). 431 с.

*Николаевская М.А., Частухин В.Я.* Микрофлора еловой древесины на разных фазах распада // Почвоведение. 1945. № 8. С. 403—412.

*Новосельцев В.Н.* Теория управления и биосистемы. Анализ сохранительных свойств. М.: Наука, 1978. 320 с.

*Новосельцев В.Н.* Системные аспекты гомеостаза // Гомеостаз на разных уровнях организации биосистем. — Новосибирск: Наука, 1991. С. 3—18.

*Ноздренко М.В.* Материалы к микофлоре сибирского кедра // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 2. Новосибирск, 1965. С. 142—148.

*Овчинников Н.Ф.* Принцип сохранения. М.: Наука, 1966. 324 с.

*Одум Е.* Основы экологии. М.: Мир, 1975 740 с

*Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1, 2.

*Пармасто Э.Х.* К микологической флоре Коми АССР // Тр. по ботанике (Уч.зап. Тартусского ун-та). 1963. Вып.136. С. 103—129.

*Пармасто Э.Х.* Трутовые грибы Севера Советского Союза // Микол. и фитопатол., 1967. Т. 1. Вып.4. С. 280—286.

*Пачоский И.К.* Основные черты развития флоры юго-западной России. Херсон, 1910. 430 с.

*Пензина Т.А.* Редкие трутовые грибы Бурятии, рекомендованные для охраны // Сохранение биол. разнооб. в Байкал. регионе: пробл., подходы, практ.: Тез. докл. I регион. конф. 1996. 14—16 мая. Т. 1. Улан-Удэ, 1996. С. 107—108.

*Переведенцев В.М., Степанова Н.Т.* Материалы к изучению афиллофоровых грибов лесных биогеоценозов Центрального Прикамья. Сообщение I // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 82—88.

*Переведенцева Л.Г.* К флоре агариковых грибов лесных биогеоценозов Прикамья. Сообщение III // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 78—81.

*Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

*Петрушенко Л.А.* Самодвижение материи в свете кибернетики. М.: Наука, 1971. 292 с.

*Печуркин Н.С.* Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. Новосибирск: Наука, 1982. 113 с.

*Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.

*Писаренко А.И., Редько Г.И., Мерзленко М.Д.* Искусственные леса. М.: ВНИИЦ — лесресурс, 1992. Ч. 2.

*Плахотник А.Ф.* Структура наук об океане. М.: Мысль, 1981. 143 с.

*Плотников В.В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.

*Покровский В.И., Гордиенко С.П., Литвинов В.И.* Иммунология инфекционного процесса (руководство для врачей). М., 1994.

*Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н., Левченко И.А.* Динамические аспекты надежности морских экологических систем // Надежность и гомеостаз биологических систем. Киев: Наукова Думка, 1987. С. 175—180.

*Поспелов А.Г., Запрометов Н.Г., Домашева А.А.* Грибная флора Киргизской ССР: (систематическо-видовой состав и географическое распространение). Фрунзе: Изд-во АН Киргизской ССР, 1957. Вып.1. 129 с.

*Преображенский В.С.* Проблемы изучения устойчивости геосистем // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 4—7.

*Пузаченко Ю.Г.* Проблемы устойчивости и нормирования // Структурно-функциональная организация и устойчивость биологических систем. Днепропетровск, 1990. С. 122—147.

*Пузаченко Ю.Г.* Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование // Проблемы устойчивости биол. систем. М.: Наука, 1992. С. 5—32.

*Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботан. ин-та АН СССР. Сер.З. 1950. Вып.6. С. 7—204.

*Работнов Т.А.* О консорциях // Бюлл. МОИП. Отд.биол., 1969. Т. 74. № 4. С. 109—116.

*Работнов Т.А.* Некоторые вопросы изучения фитоценозов как систем ценотических популяций // Журн. общей биол., 1982. № 2. С. 168—174.

*Работнов Т.А.* О некоторых терминах, употребляемых в микологии // Микология и фитопатология, 1985. Т. 19. Вып.6. С. 519—520.

*Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М: Наука, 1981. 231 с.

*Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. С. 1—628.

*Раптунович Е.С.* Патогенная микофлора сосновых насаждений республики Белоруссии // Тез.докл. конф. Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1994. С. 62—64.

*Реймерс Н.Ф.* Популярный биологический словарь. М.: Наука, 191. 544 с.

*Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В.* Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука, 1982. 144 с.

*Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

*Розенберг Г.С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука,1984. 256 с.

*Розенберг Г.С.* К вопросу о типах устойчивости экосистем // Проблемы устойчивости биологических систем. Тез. докл. Всесоюзн. школы, 1990. 15—20 окт. Харьков, 1990. С. 45—47.

*Саркисов Д.С.* Очерки по структурным основам гомеостаза. М.: Медицина, 1977. 351 с.

*Сафонов М.А.* Предварительные результаты изучения биоты дереворазрушающих грибов Оренбургской области // Вопросы степной биоценологии. Екатеринбург: УрО РАН, 1995. С. 51—59.

*Сафонов М.А.* Биота ксилотрофных грибов хвойных формаций Оренбургской области // Научные труды молодых ученых ОГПИ. Оренбург: Изд-во ОГПИ, 1996. С. 41—48.

*Сафонов М.А.* Роль формационных эндемиков в биотах ксилотрофных базидиомицетов лесов различных формаций Оренбургской области // Науч. труды молодых ученых ОГПУ. Оренбург: Изд-во ОГПИ, 1997. С. 60—63.

*Сафонов М. А.* Дереворазрушающие грибы Оренбургской области // Микология и фитопатология, 1999. Т. 33. Вып. 2. С. 80—86.

*Сафонов М.А.* Трутовые грибы Оренбургской области. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2000. 152 с.

*Сафонов М.А.* Редкие виды ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области и проблемы их охраны // Труды Ин-та биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 1. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2000а. С. 15—32.

*Сафонов М.А.* Структурный анализ биосистем как компонент экологического образования // Педагогическая мысль и образование XXI в.: Россия—Германия: Матер. междунар. науч.-практ. конф., Оренбург, 2000. 20—21 апр. Ч. 2. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2000б. С. 49—53.

*Сафонов М.А.* Сукцессии грибов-макромицетов на древесине дуба в Оренбургской области // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. Междунар. научн. конф. Оренбург, 2001. 30—31 янв. Оренбург, 2001. С. 26—28.

*Сафонов М.А.* Сукцессии дереворазрушающих базидиомицетов на древесине березы в Оренбургской области // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы: Матер. Междунар. симпозиума. Пенза, 2001. 28—29 мая. Пенза, 2001а. С. 137—139.

*Светлосанов В.А.* Устойчивость и стабильность природных экосистем (модельный аспект) // Теоретич. и общие вопросы географии. М., 1990. Т. 8. 197 с.

*Свидерский В.И., Зобов Р.А.* Уровни организации в свете представлений об элементах и структуре // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 157—173.

*Свирежев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

*Селочник Н.Н.* Фитопатологический мониторинг лесных дубравных биоценозов лесостепи // Тез.докл. конф. Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1994. С. 73—75.

*Серавин Л.Н.* Теория информации с точки зрения биолога. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. 160 с.

*Сергеев М.Г.* Эколого-географические основы мониторинга биоразнообразия // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 90—92.

*Сержантов В.Ф.* Принцип диалектического противоречия и основные типы законов современной биологии. Л.: Наука, 1971. 185 с.

*Сержантов В.Ф.* Введение в методологию современной биологии. Л.: Наука, 1972. 268 с.

*Синадский Ю.В.* Сосновая губка и зараженность ею насаждений Бузулукского бора // Лесн. хоз-во, 1953. Т. 12. С. 60—62.

*Синадский Ю.В.* Вредители и болезни пойменных лесов среднего течения Урала // Сообщ Лаборатории лесоведения, 1962. Вып. 7. № 1. С. 77—89.

*Синадский Ю.В.* Береза, ее вредители и болезни. М.: Наука, 1973. 344 с.

*Синадский Ю.В.* Курс лекций по лесной фитопатологии. М.: Изд-во Московского гос. ун-та, 1977. 214 с.

*Синадский Ю.В.* Сосна, ее вредители и болезни. М.: Наука, 1983. 344 с.

*Синадский Ю.В., Бондарцева М.А.* Некоторые трутовые грибы на лиственных породах в пойме реки Урал. // Бот.матер. отд. споровых растений БИН АН СССР. Т. 13. М.;Л., 1960. С. 222—232.

*Смирнова В.К.* Зараженность сосняков сосновой губкой Phellinus pini (Thore ex Fr.) Pil. в различных группах типов леса (боры зеленомошники и боры густотравные) и влияние ее на выход деловой древесины. Автореф. дис. ... канд.с-хоз. наук. Свердловск, 1969.

*Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова М.А., Филиков Л.Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 14—43.

*Солдатова И.М.* Сукцессия грибов при разложении древесины в сосняках лишайниковых // Изучение грибов в биогеоценозах. Тез. докл. IV Всесоюзн. конф., Пермь, 1988. 12—16 сент. Свердловск, 1988. С. 32.

*Ставишенко И.В.* Сукцессии ксилотрофных грибов в лесных формациях Висимского заповедника // Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург, 2000. С. 16—30.

*Степанова Н.Т.* Афиллофоровые грибы, встречающиеся на дубе, клене и ильме близ восточного предела ареала этих древес-

ных пород // Экология растений и геоботаника. Матер. отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных за 1968 г. Свердловск, 1970. С. 54—60.

*Степанова Н.Т.* Эколого-географическая характеристика афиллофоровых грибов Урала: Автореф. дис.... докт.биол.наук. Свердловск, 1971. 42 с.

*Степанова Н.Т.* Грибы порядка Aphyllophorales в лесах Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина // Микологические исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1977. С. 3—22.

*Степанова Н.Т., Мухин В.А.* Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979. 100 с.

*Степанова-Картавенко Н.Т.* Афиллофоровые грибы Урала. Свердловск, 1967. 293 с.

*Стороженко В.Г.* Некоторые аспекты стратегии формирования грибных сообществ в лесных экосистемах // Проблемы лесной фитопатологии и микологии (тез. докл. IV Международной конференции). М., 1997. С. 4—6.

*Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И.* Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.

*Сукачев В.Н.* О ботанико-географических исследованиях в Бузулукском бору Самарской губернии // Тр. опытного лесничества. Вып. II. 1904.

*Сукачев В.Н.* Типы леса Бузулукского бора // Тр. и исследования по лесн. хоз-ву и лесн. пром-сти, 1931. Вып.13. С. 109—244.

*Сукачев В.Н.* Избранные труды. В 3-х т. Т. 3. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука,1975. 543 с.

*Сухомлин М.Н., Суковата Л.О.* К изучению некоторых патогенных видов грибов в буковых древостоях // Тез.докл. конф. Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1994. С. 85—86.

*Титлянова А.А.* Устойчивость травяных экосистем // Проблемы устойчивости биол. систем. М.: Наука, 1992. С. 69—70.

*Титов Ю.В.* Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 286 с.

*Тишков А.А.* Некоторые подходы к управлению сукцессиями заповедных систем // Проблемы охраны генофонда в заповедниках степной и пустынной зон. Тез. докл. Всесоюзн. совещ., 1984. 21—25 мая, Аскания-Нова. М., 1984. С. 1983—1987.

*Тишков А.А.* Походы к изучению географических закономерностей сукцессий экосистем // Современные проблемы географии экосистем. М.: Институт географии АН СССР, 1984а. С. 58—62.

*Тишков А.А.* Продуктивность экосистем болот экспериментального бассейна "Таежный Лог" (Новгородская область, Валдай) // Структура и функционирование экосистем южной тайги Валдая. М.: Институт географии АН СССР, 1986а. С. 177—201.

*Тишков А.А.* Растительноядные животные и сукцессии // Растительноядные животные в биогеоценозах суши. М.: Наука, 1986б. С. 37—44.

*Тишков А.А.* Географические особенности первичных и вторичных сукцессий // Общие проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1986в. С. 61—63.

*Тишков А.А.* Глобальные изменения биосферы и сукцессии экосистем // Землеведение и глобальные проблемы современности. М.: Институт географии АН СССР, 1988а. С. 83—86.

*Тишков А.А.* Подходы к исследованиям динамики биоты как объекта географического прогнозирования // Географическое прогнозирование природоохранных проблем. М.: Институт географии АН СССР, 1988б. С. 49—60.

*Тишков А.А.* Географические закономерности природных и антропогенных сукцессий. Автореф. дис. ... докт. географ. наук. М., 1994.

*Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.

*Тольский А.П.* Метеорологические условия Бузулукского бора // Тр. Бузулукской экспедиции, 1931.

*Тольский А.П.* Культуры сосны в Бузулукском бору // Тр. Поволжского лесотехнического института. Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1940.

*Тростников В.Н.* Человек и информация. М.: Наука, 1970. 187 с.

*Уатт К.* Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971.

*Уильямсон М.* Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975.

*Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

*Уоддингтон К.* Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970.

*Уранов А.А.* Жизненные состояния в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Вып. 3. С. 12—33.

*Утехин В.Д.* Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М.: Наука,1977. 163 с.

*Флейшман Б.С.* Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.

*Форрестер Д.* Динамика развития города. М.. Прогресс,1974. 288 с.

*Цилюрик А.В., Шевченко С.В.* Лесная фитопатология.Киев: Вища школа, 1983. 176 с.

*Частухин В.Я.* Экологический анализ распада растительных остатков в еловых лесах // Почвоведение, 1945. № 2. С. 102—114.

*Частухин В.Я., Николаевская М.А.* Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полезащитных полосах // Труды БИН АН СССР, 1953. Сер. 11. Вып. 8. С. 201—326.

*Частухин В.Я., Николаевская М.А.* Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 324 с.

*Черемесинов Н.А.* Микоценоз компонент лесного биогеоценоза // Микол. и фитопатол., 1973. № 1. С. 34—39.

*Чернова Н.М.* Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М: Наука, 1977. 200 с.

*Чибилев А.А.* Зеленая книга степного края Челябинск: Юж.-Урал.кн.изд-во, 1983. 156 с.

*Чигуряева А.А., Рябова Т.П.* Ксилофиты лесостепной части Саратовской области // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов, 1988. С. 51—53.

*Чураков Б.П., Чаевцев Д.А.* Влияние некоторых патогенных грибов на возобновление дуба черешчатого // Тез.докл. IV междунар. конф. Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1997. С. 105—107.

*Чураков Б.П., Чаевцев Д.А., Чураков А.Б.* Роль фитопатогенных грибов в деградации дубрав Среднего Поволжья // Тез.докл. конф. Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1994. С. 97—99.

*Шарашова В.С.* Устойчивость пастбищных экосистем. М.: Агропромиздат, 1989. 239 с.

*Шварц С.С.* Эволюционная экология животных // Труды ин-та экологии раст. и животных. Свердловск, УФАН СССР. Вып. 65, 1969.

*Шварц С.С., Данилов Н.Н.* Биогеоценозы лесотундры и южной тундры // Журн. общей биологии. 1972. Т. 33. № 6. С. 9—22.

*Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г* Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976.

*Шварцман С.Р.* Гетеробазидиальные и автобазидиальные грибы // Флора споровых растений Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1964. Т. IV. 714 с.

*Шварцман С.Р.* Материалы к истории микофлоры Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. 158 с.

*Шейдеггер А.Е.* Физические аспекты природных катастроф. М.: Недра, 1981. 232 с.

*Шилов И.А.* Об общих принципах экологических адаптаций // Биол.науки, 1977. Т. 166. № 10. С. 55—62.

*Шилов М.П.* Критерии выработанности и устойчивости растительных сообществ // Научн. труды Куйбышев. гос. пед. ин-та, 1977. Т. 207. С. 57—70.

*Шмальгаузен И.И.* Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Изд-во АН СССР, 1964. 136 с.

*Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968а. 223 с.

*Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Изд. 2-е. Перераб. и доп. М.: Наука, 1968б. 450 с.

*Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Изд. 2-е. Перераб. и доп. Л.: Наука, 1969. 493 с.

*Шмидт В.М.* Статистические методы в сравнительнои флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с.

Энциклопедия "Оренбуржье". Т. 1. Природа. Калуга: Золотая аллея, 2000. 192 с.

*Эшби У.Р.* Введение в кибернетику. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 432 с.

*Эшби У.Р.* Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения. М.: Изд-во иност. лит.,1962. 398 с.

*Югай Г.А.* Общая теория жизни: диалектика формирования. М.: Мысль, 1985. 256 с.

*Юпина Г.А.* Дереворазрушающие грибы антропогенных территорий // Микол. и фитопатол., 1987. Т. 21. № 3. С. 224—225.

*Юпина Г.А., Мусин Н.Г.* Субстрат как фактор среды, влияющий на расселение дереворазрушающих грибов // Взаимодействие между компонентами экологических систем. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1985. С. 133—139.

*Юрцев Б.А.* Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II рабочего совещания по сравнительной флористике. Л., 1987. С. 47—66.

*Яковлев А.С., Яковлев И.А.* Распространение грибных болезней в дубравах Среднего Поволжья // Тез. докл. конф. Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1994. С. 103—105.

*Ячевский А.А.* Основы микологии. М.;Л.: Гос. изд-во колхоз. и совхоз. лит., 1933. 1036 с.

*Aandstadt S., Ryvarden L.* Aphyllophorales on wooden fences in Norway // Windahlia, 1987. № 17. P. 49—54.

*Abugov R.* Species diversity and phasing of disturbance // Ecology, 1982. V. 63. N 2. P. 289—293.

*Adaskaveg J.E., Gilbertson R.L., Blanchette R.A.* Comparative studies of delignification caused by Ganoderma species // APlied and Environmental Microbiology, 1990. V. 56. No 6. P. 1932—1943.

*Andersson H.* Pilze (Basidiomycetes, Ascomycetes) as a Fagus sylvatica Stubben im Opler Holz in Braunschweig (Wiedersachsen) im 4 bis 7 Jahr nach dem Einschlag // Braunschw. naturk. Schr., 1997. 5. N 2. P. 479—490.

*Auclair A.N., Goff F.G.* Diversity relations of upland forests in the western Greate Lakes area // Am.Nat., 1971. V. 1105. N 946. P. 499—528.

*Bech-Andersen J., Steen A.* Elborne. The structure and decay of wood. Swampe, 1992. V. 26. P. 41—48.

*Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.* Ecology: Individuals, populations and communities. Oxford etc.: Blackwell, 1986. 875 p.

*Bellmon R.* Adaptive Control Processes: A Guided Tour. Princeton, N.J. Princeton Univ. Press, 1961.

*Bernicchia A.* Polyporaceae s.l. in Italia. Bologna, 1990. 584 s.

*Boddy L., Bardsley D.W., Gibbon O.M.* Fungal communities in attached ash branches // New Phytol., 1987. 107. P. 143—154.

*Boddy L., Watkinson S.C.* Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution // Can. J. Bot., 1995. 73. Suppl.1, Sec. E-H. P. 1377—1383.

*Bond W.* On alpha diversity and the richness of the Cape flora: a study in southern Cape fynbose // Midterranian Type Ecosystems. Berlin, 1983. P. 337—356.

*Bond W.J.* Keystone Species // Biodiversity and Ecosystem function, Springer-Verlag, 1993. P. 237—253.

*Bracamonte L., Holmouist O.* Xylofagous macromycetes on pine wood in Venezuela. A preliminary list // Phytopathology, 1994. 84. N 8. P. 866.

*Branson H.R.* A definition of information from the thermodynamics of irreversible processes and its application to chemical communication in biological systems // Information Theory in Biology. Urbana, Univ. Illinois Press, 1953. P. 25.

*Brown V.K.* Secondary succession: insect-plant relationships // BioScience, 34. 1984. P. 710—716.

*Burdon J.J., Thrall P.H.* Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations // Am. Nat., 1999. V. 153. P. 515—533.

*Calonge F.D., Nunez M., Ryvarden L.* Nuevos datos sobre los Aphyllophorales de Venezuela // Bol. Soc. Micol. Madrid, 1996. 21. P. 381—391.

*Cannon W.B.* The Wisdom of the Body. N.Y.:Wiley, 1932. 141 p.

*Casti J.* Connectivity, complexity and resilence in complex ecosystems // IFAC Symposium on control mechanisms in bio- and ecosystems. Leipzig, V. 1, 1977.

*Chapela I.H., Boddy L., Rayner A.D.M.* Structure and development of fungal communities in beech logs four and a half years after felling // Microbiol. Ecology, 1988. Bd.53. P. 59—70.

*Chapin F.S., Sala O.E., Burke I.C., Grime J.P., Hooper D.U., Lauenroth W.K., Lombard A., et al.* Ecosystem consequences of changing biodiversity // BioScience, 1998. 48. P. 45—52.

*Clements F.E.* Plant succession. Carnegie Inst. Washington Publ., 1916. 242 p.

*Connell J.H* Diversity in tropical rain forests and coral reefs // Science, 199. 1978. P. 1302—1310.

*Connell J., Slatyer R.O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation // Am. Nat., 111. 1977. P. 1119—1144.

*Cooper W.S.* The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska // Ecology, 4. 1923. P. 93—128,223—246,355—365.

*Crocker R.L., Major J.* Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska // J.Ecol., 43. 1955. P. 427—448.

*Dai Yu-Cheng, Niemella T., Zang M.* Synopsis of the genus Inonotus (Basidiomycetes) s.l. in China // Mycotaxon, 1997. 65. P. 273—283.

*Delatour C.* Fomes annosus en Europe de l'onest: importance economique, orientation dess recheres. Proceedings of the V interna-

tional Comference on Problems of Root and Butt Rot in Conifers/ Mьnden, 1980. P. 9—18.

*Diemer M., Joshi J., Korner C., Schmid B., Spehn E.* An experimental protocol to assess the effects of plant diversity on ecosystem functioning utilised in a European research network // Bulletin of the Geobotanical Institute ETH, 1997. 63. P. 95—107.

*Doak D.R, Bigger D., Harding E.K., Marvier M.A., O'Malley R.E., Thomson D.* The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology // Am. Nat., 1998. 151. P. 264—276.

*Engen S.* Stochastic Abundance Models with Emphasis on Biological Communities and Species Diversity. Chapman and Hall. London, 1978.

*Eriksson J., Strid A* Studies in the Aphyllophorales (Basidiomycetes) on Northern Finland // Ann. Univ. Turku A. (Rep. Kevo Subarctic Sta. 4), 1969. V. 11. № 40. S. 112—158.

*Fogel R., Hunt G.* Fungal and arboreal biomass in western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover // Can.J.Forest Res., 1979. V. 9. N 2. P. 245—256.

*Fox J.F.* Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity // Nature, 1981. V. 293. N 5833. P. 564—565.

*Fritz R.S., Moutia C., Newcomb G.* Resistance of hybrid plants and animals to herbivores, pathogens and parasites // Annu. Rev. Ecol. Syst., 1999. 30. P. 565—591.

*Frontier S.* Diversity and structure in aquatic ecosystems // Oceanography and Marine Biology, An Annual Review Aberdeen Univ. Press. Aberdeen, 1985. P. 253—312.

*Fryar S.C., Yuen T.K., Hyde K.D., Hodgkiss I.J.* The Influence of Competition between Tropical Fungi on wood colonisation in Streams // Microbial Ecology DOI, 2000. 10. P. 1007.

*Gaper J.* Drevokazné huby poškodzujúce dreviny y ulićných výsadbách // Vztahy najdôležit. škodl. činitetov lesn. drev. a lesn. prostred.: Zb. ref. semin. medzinár. áéast., Zvolen, 17—18 sept., 1985. Zvolen, 1985. S. 109—115.

*Gilbertson R.L.* Wood-rotting fungi of North America // Mycologia, 1980. V. 72. № 1. P. 1—54.

*Gilbertson R.L., Ryvarden L.* North American Polypores. Oslo: Fungiflora, 1986—1987. V. 1—2. 885 s.

*Golley F.B.* Structure and function of an old-field broomsedge community // Ecol.Monogr., 35. 1965. P. 113—137.

*Goodman D.* The theory of diversity-stability relationships in ecology // Quart. Rev. Biol., 1975. V. 50. No3. P. 237—266.

*Grassle J.F., Patil G.P., Smith W., Taille C.* Ecological Diversity in Theory and Practice. Internat. Cooperative Publish. House; Fairland, MD, 1979.

*Gray J.S.* Species abundance patterns // Organisation of Communities: Past and Present. Blackwell; Oxford, 1988.

*Gricius A., Urbonas V., Kuterga E., Matelis A.* Succession of fungi on dead timber of various trees // Bot. Lithuan., 1999. V. 5. N 1. P. 61—70.

*Grime J.R.* Competition and struggle of existence // Popul. Dyn., 20th Symp. Brit. Ecol. Soc. London, 1979. P. 124—139.

*Grimm V., Wissel Ch.* Babel, or the ecological stability discussions. an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion // Oecologia, 1997. 109. N 3. P. 323—334.

*Grose-Brauckmann H., Grose-Brauckmann G.* Makromyzeten des vorderen und hinteren Odenwaldes (ein floristischer Verglich) // Z. Pilzk., 1977. 43. N 1. P. 59—47.

*Harper J.L.* Plant demography and ecological theory // Oikos, 1980. V. 35. P. 244—253.

*Harper J.L., Hawksworth D.L.* Biodiversity: measurement and estimation. Preface // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B., 1994. 345. N 1311. P. 5—12.

*Hawksworth D.L.* The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance and conservation // Mycol.Res., 1991. V. 95. № 6. P. 641—655.

*Hennon P.E.* Are heart rot fungi major factors of disturbance in gape-dynamic forests? // Notrhwest Sci., 1995. V. 69. N 4. P. 284—293.

*Hirst J., Boddy L., Lonsdale D.* Fungal colonisation of living oak stems // 5th Intern. Mycol. Congr., Vancouver, Aug., 14—21, 1994: Abstr. Vancouver, 1994. P. 89.

*Höfler K.* Ueber Pilzsoziologie // Zeitsch. Pilzkunde, 1956. N 22.

*Holling C.S.* Resilence and stability of ecological systems // Ann. Rev. of Ecol. and Syst., 1973. V. 4. N 1. P. 1—23.

*Holling C.S., Ewing S.* Blind man's buff exploring the response space generated by realistic ecological simulation models // Proc. of Internat.Symp. on Statistical Ecology, 1971. V. 2.

*Hooper D.U.* The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // Ecology, 1998. 79. P. 704—719.

*Hooper D.U., Vitousek P.M.* The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes // Science, 1997. 277. P. 1302—1305.

*Horn H.S.* The ecology of secondary succession // Ann. Rev. Ecol. Syst.,1974. V. 5. P. 25—37.

*Hudson H.J.* Fungal biology. U.K., 1986.

*Hulme M.A., Shields J.K.* Interaction between fungi in wood bloks // Can.J.Bot., 1972. V. 50, N 6.

*Hulme M.A., Shields J.K.* Biological control of decay fungi in wood by competition for non-structural carbohydrates // Nature, 1970. V. 227.

*Humphries C.J., Williams P.H., Vane-Wright R.I.* Measuring biodiversity value for conservation // Annu. Rev. Ecol. Syst., 1995. 26. P. 93—111.

*Huntly B.* How plants respond to climate change migration rates, individualism and the consequences for plant communities // Ann.Bot. (Suppl. 1), 1991. 67. P. 15—22.

*Hurlbert S.H.* The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters // Ecology, 1971. V. 52. P. 577—586.

*Huston M.A.* A great hypothesis of species diversity // Am. Natur., 1979. V. 113. N 1. P. 81—101.

*Huston M.A.* Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity // Oecologia, 1997. 110. N 4. P. 449—460.

*Huston M., Smith T.* Plant succession life history and competition // Am.Nat., 1987. 130. P. 168—198.

*Ісіков В.П.* Видова різноманітність грибів деревних рослин на прикладі Криму // Укр.ботан.ж., 1997. Т. 54. № 6. С. 578—588.

*Jülich W.* Kleine Kryptogamenflora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1984. Bd.11. b/1: Die Nichtblatterpilze, Gallerpilze und Bauchpilze. 626 s.

*Käärik A.A.* Decomposition of wood // Biology of Plant Litter Decomposition. London; N.Y.,1974. V. 1. P. 129—174.

*Klinkhamer P.G.L., de Long T.J.* Shoot biomass and species richness in relation to some environmental factors in a coastal dune area in the Netherlands // Vegetatio, 1985. V. 63. N 3. P. 129—132.

*Knogge W.* Fungal infection of plants // The Plant Cell, 1996. V. 8. N 10. P. 1711—1722.

*Knudsen H., Pedersen A.* The distribution of Schizophyllum complex in Denmark // Svampe, 1983. V. 8. P. 66—72.

*Kotiranta H., Niemelä T.* Uhanalaiset k*ääv*ät Suomessa. Toinen, uudistettu painos. Helsinki, 1996.

*Kreisel H.* Lenzites warnieri (Basidiomycetes) im Plestocan von Thuringen // Feddes repert., 1977. 88. N 5—6. P. 365—373.

*Krishnamurthy L.* Functional properties and organisation of grazing land ecosystems // J.Theor.Biol., 1977. V. 68. N 1. P. 65—72.

*Kutiel P., Danin A.* Annual species-diversity and aboveground phytomass in relation to some soil properties in the sand dunes of the northern Sharon Plains, Israel // Vegetatio, 1987. V. 70. N 1. P. 45—49.

*Lamont B.B.* Testing the effect of ecosystem composition/structure on its functioning // Oikos, 1995. 74. P. 283—295.

*Lange M.* Fungus succession on fallen logs of beech // Svampe, 1986. V. 13. P. 38—41.

*Latowski K* Theoretical and practical problems of biodiversity its importance and possibilities of utilizitation // Biodiversity and bioresources of Urals and adjacent territories. / Intern. Sci.conf., Orenbyrg, Russia, Jan. 30—31, 2001, Orenburg, 2001. P. 329—332.

*Lindsey J.P.* Basidiomycetes that decay Gambel oak in Southwestern Colorado: II // Mycotaxon, 1986. 25. N 1. P. 67—83.

*Lizon P* Red List of Slovak macrofungi // Biologia, 1995. 50. S. 9—12.

*Loreau M., Mouquet N.* Immigration and the maintenance of local species diversity // Am.Nat., 1999. V. 154. N 4. P. 427—440.

*MacArthur R.H.* Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability // Ecology, 1955. 36. P. 533—536.

*MacArthur R.H.* On the relative abundance of bird species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1957. V. 45. P. 293—295.

*MacArthur R.H.* On the relative abundance of species // Am. Nat., 1960. V. 94. P. 25—36.

*MacArthur, R.H., Levins R.* The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting spe-cies // Am. Nat., 1967. V. 101. P. 377—387.

*Margalef D.R.* Información y diversidad especifica en las communidades de organismos // Invest. Pesquera, 1956. 3. S. 99—106.

*Margalef D.R.* La teoria de la información en ecologia // Mem. R. Acad. Cien. Artes, Barcelona, 1957. 32. S. 373—449.

*Margalef D.R.* Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton // Perspectives in Marine Biology, Berkley, Univ. California Press, 1958. P. 323.

*Marincovic P.* Fomes annosus in Southern Europe // Proceedings of the V International Conference on Problems of Rot and Butt Rot in Conifers. Münden, 1980. P. 27—34.

*Martin M.P., Garcia-Figueres F., Monton C.* Podredumbre cubica en Cupressus macrocarpa causada per Laetiporus sulphureus // Bol. Sanid. veget. Plagas, 2000. V. 26. No1. P. 99—102.

*Maser C., Cline S.P., Cromack K.Jr., TraPe J.M., Hansen E.M.* What we know about large trees that fall to the forest floor // From the

forest to the sea: a history of a fallen tree. USDA For. Ser., Portland, OR., Gen.Tech.Rep. PNW/ GTR-229, 1988. P. 25—45.

*May R.M.* Qualitative stability in model ecosystems // Ecology, 1973. 54. N 3. P. 638—641.

*May R.M.* Patterns of species abundance and diversity // Ecology and Evolution of Communities, Harvard Univ. Press, Cambridge, 1975. P. 81—120.

*McGrady-Steed J., Harris P.M., Morin P.J.* Biodiversity regulates ecosystem predictability // Nature, 1997. 390. P. 162—165.

*McNaughton S.J.* Structure and function in California grasslands // Ecology, 1968. V. 49. N 5. P. 962—972.

*McNaughton S.S.* The role of diversity in the energetics of plant communities // Ohio. Journ. Science, 1974. V. 74. N 6. P. 351—358.

*Miller T.E.* Community, diversity and interactions between the size and frequency of disturbance // Am.Nat., 1982. V. 120. N 4. P. 533—536.

*Moore P.D.* Changes in species diversity // Nature. L., 1975. V. 254. N 5496. P. 104—105.

*Morrison R.O., Yarranton G.A.* Diversity, richness, and evenness dining a primary sand dune succession at Grand Bend, Ontario // Canad.J.Bot., 1973. V. 51. N 12. P. 2401—2411.

*Mueller-Dombois D.* Rreview articles: Biodiversity and Environmental Gradients Across the Tropical Pacific Islands: A New Strategy for Research and Conservation // Naturwissenschaften, 1999. 86. N 6. P. 253—261.

*Mueller-Dombois D., Ellenberg H.* Aims and Methods of Vegetation Ecology. N.Y.: Wiley, 1976. 570 p.

*Mukhin V.A.* Gradient analysis and taxonomy of fungi // 10th congress of European Mycologist. Tallinn, 1989. P. 84.

*Mutch N., Kimura M., Oshima Y., Iwaki H.* Species diversity and primary productivity in Miscanthus sinesis graslands. 1. Diversity in relation to stand structure and dominance // Bot. Mag. Tokyo, 1985. V. 98. N 1050. P. 159—170

*Naeem S.* Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences, 1995. 347. P. 249—262.

*Naeem S., Li S* Biodiversity enhances ecosystem reliability // Nature, 1997. 390. P. 507—509.

*Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H., Woodfin R.M.* Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems // Nature, 1994. 368. P. 734—737.

*Naeem, S., Hekansson K., Lawton J. H., Crawley M. J., Thompson L.J.* Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species // Oikos, 1996. 76. P. 259—264.

*Nordic Macromycetes.* V. 3: Heterobasidioid, Aphyllophoroid and Gasteromycetoid basidiomycetes. Gopenhagen: Nordsvamp, 1997.

*Odum E.P.* Organic production and turnover in old field succession // Ecology, 1960. P. 34—49.

*Orians G.H.* Diversity, stability and maturity in natural ecosystems // Proc.First.Int.Congr.Ecol.: The Hague, 1974. P. 139—150.

*Ortega A., Lorite J.* A floristic and ecological catalogue of lignocolous Aphyllophorales (Bassidiomycota, Macrofungi) from southern Spain (Andalusia) // Cryptogamie, Mycol., 2000. V. 21. N 1. P. 35—48.

*Paine R.T.* A note on trophic complexity and community stability // Am. Nat., 1969. 103. P. 91—93.

*Peet R.K.* The measurement of species diversity // Ann. Rev. Ecol. System., 1974. V. 5. P. 285—307.

*Peterson G., Allen C.R., Holling C.S.* Ecological resilience, biodiversity and scale // Ecosystems, 1998. N 1. P. 6—18.

*Pielou E.C.* Ecological Diversity. Wilay, NY, 1975.

*Pimentel D.* Population regulation and genetic feedback // Science, 1968. V. 159. № 3822. P. 1432—1437.

*Pipkin J.* Biological Diversity Conservation: A Public Policy Perspective // Environmental Management, 1996. 20. P. 793—797.

*Plank S.* Phellinus rimosus (Berk.) Pilat Polyporacee nouvelle pour la France // Bull. Mens. Soc.linn. Lyon., 1980. V. 49. № 9. P. 521—524.

*Radrigues M.A., Gomez-Sal A.* Stability may decrease with diversity in grassland communities: empirical evidence from 1986 Cantabrian Mountains (Spain) drought // Oikos, 1994. 71. N 1. P. 177—180.

*Rald E.* A new host tree of Laetiporus sulphureus // Svampe, 1993. V. 27, P. 13.

*Rayner A.D.M., Hedges M.J.* Observation on the specifity and ecological role of basidiomycetes colonising dead elm wood // Trans. Brit. Mycol. Soc., 1982. 78. N 2. P. 370—737.

*Reiners W. A., Worley I A. Lawrence D R.* Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska // Ecology, 1971. V. 52. N 1. P. 55—69.

*Risser P.G.* Biodiversity and ecosystem function // Conservation Biology, 1995. 9. P. 742—746.

*Risser P.G., Rice E.L.* Diversity in tree species in Oklahoma upland forests // Ecology, 1971. V. 52. N 5. P. 876—880.

*Robertson G.P., Vitousek P.M.* Nitrification potentials in primary and secondary succession // Ecology, 1981. 62. P. 376—386.

*Rodin L.E., Basilevic N.L.* Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver and Soyd, Edinburgh, 1967.

*Rodin L.E., Basilevic N.I* World distribution of plant biomass // Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. UNESCO: Paris, 1968. P. 45—52.

*Rune F., Thomsen I.M.* Sulphur Polypore (Laetiporus sulphureus) on oak and other deciduous trees // Svampe, 2000. V. 41. P. 7—12.

*Runge A.* Pilzsukzession auf PoPelstumpen // Z.Mykol., 1982. Bd. 48. № 1. S. 133—140.

*Ryvarden L.* Genera of Polypores: Nomenclature and taxonomy. Oslo: Fungiflora, 1991.

*Ryvarden L., Gilbertson R.L.* The Polyporaceae of Europe. Oslo: Fungiflora, 1993—1994. V. 1—2.

*Ryvarden L., Guzman G.* New and interesting polypores from Mexico // Mycotaxon, 1993. 47. P. 1—23.

*Ryvarden L., Johansen I* A preliminary polypore flora of East Africa. Oslo: Fungiflora, 1980. 636 p.

*Scheffer R.P.* Role of toxins in evolution and ecology of plant pathogenic fungi // Experientia, 1991. 47. P. 804—811.

*Schoener T.W.* Resource partitioning in ecological communities // Science, 1974. V. 185. P. 27—39.

*Schwartz M.W., Brigham C.A., Hoeksema J.D., Lyons K.G., Mills M.H., Mantgem, van, P.J.* Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology // Oecologia, 2000. V. 122. N 3. P. 297—305.

*Shafi M, I., Yarranton G. A.* Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession // Ecology, 1973. V. 54. N .4. P. 897—902.

*Shigo A.L.* Biology of decay and wood quality // Biological transformation of wood by microorganisms. 2nd Intern. Congress of plant pathology, Minneapolis, USA, Sept.10—12, 1973. New York, 1975. P. 1—15.

*Shugart H.H.* A theory of forest dynamics. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1984.

*Singh J.S., Mirsa R.* Diversity, dominance, stability, and net production in the grasslands at Varanasi, India // Can.J.Bot., 1969. V. 47. N 3. P. 425—427.

*Smythe K.D., Bernabo J.Ch., Carter T.B., Jutro P.R.* Focusing Biodiversity Research on the Needs of Decision Makers // Environmental Management, 1996. 20. P. 865—872.

*Southwood T.R.E.* Ecological Methods. Chapman and Hall, London, 1978.

*Telleria T.* Contribucion al estudio de los Aphyllophorales del Junipero-Quercetum rotundifoliae // Ann. Jard. bot. Madrid, 1982. 39. N 1. P. 9—18.

*Thorn G., Kotiranta H., Niemelä T.* Polyporus pseudobetulinus Comb. nov.: new records in Europe and North America // Mycologıa, 1990, V. 82. № 5. P. 582—594.

*Tilman D.* Resource competition between planktonic algae an experimental and theoretical approach // Ecology, 1977. 58. P. 338—348.

*Tilman D.* Some thoughts on recourse competition and diversity ın plant communities // Mediterranean Type Ecosystems, 1983. P. 322—336.

*Tilman D.* The resource ratio hypothesis of succession // Am.Nat., 1985. 125. P. 827—852.

*Tilman D.* Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients // Ecol.Monogr., 1987. 57. P. 189—214.

*Tilman D.* Constraints and tradeoffs toward a predictive theory of competition and succession // Oikos, 1990. 58. P. 3—15.

*Tilman D.* Community Diversity and Succession: The Roles of Competition, Dispersal, and Habitat Modification // Biodiversity and Ecosystem function, 1993. P. 327—344.

*Tilman D.* Distinguishing between the effects of species diversity and species composition // Oikos, 1997. 80. P. 185.

*Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E.* The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes // Science, 1997. 277. P. 1300—1302.

*Tortic M.* Characteristic species of Aphyllophorales (Fungi) in the Midterranian area of Yugoslavia // Acta biol. iugosl. G., 1987. Zv. 13. № 2. S. 101—113.

*Troumbis A.Y., Memtsas D.* Observational evidence that diversity may increase productivity in Mediterranean shrublands // Oecologia, 2000. 125. N 1. P. 101—108.

*Uju G.C., Baines E.F., Levy J.F.* Nitrogen uptake by wick action in wood in soil contact // J. Inst. Wood Sci., 1980. 9. P. 23—26.

*van der Maarel E.* Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall experimental evidence // Vegetatio, 1984. 47. P. 259—265.

*van der Maarel E., de Cook N., de Wildt E.* Population dynamics of some major woody species in relation to long-term succession on the dunes of Voorne // Vegetatio, 1985. 61. P. 209—219.

*Vane-Wright R.I.* Identifying priorities for the conservation of biodiversity: systematic biological criteria within a socio-political framework // Biodiversity: a biology of numbers and difference. Backwell, Oxford, 1996. P. 309—344.

*Vane-Wright R.I., Humphries C.J., Williams P.H.* What to protect? Systematics and the agony of choice // Biological Conservation, 1991. 55. P. 235—254.

*Vitousek P.M., Hooper D.U.* Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry // Biodiversity and ecosystem function, 1993. P. 3—14.

*Von Blaschke M., Helfer W.* Artenvielfalt bei Pilzen in Naturwaldreservaten // AFZ/Wald., 1999. 54. N 8. P. 383—385.

*Wagn O.* Host plants of Fomes annosus in Denmark // Proceedings of the V International Conference on Problems of Rot and Butt Rot in Conifers. Münden, 1980. P. 182—189

*Walker B.H.* Is succession a viable concept in African savanna ecosystems? // West D.C., Shugart H.H., Botkin D.B. (eds) Forest succession. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1981.

*Whittaker R.H.* Evolution of diversity in plant communities // Brookhaven Symp. Biol., 1969. N 22. P. 178—196.

*Whittaker R.H.* Communities and ecosystems. 2nd ed. NY: MacMillan,1975. 385 p.

*Whittaker R.H., Niering W.A.* Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arisona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient // Ecology, 1976. V. 56. N 4. P. 771—790.

*Wilcox W.W.* Anatomical changes in wood cell walls attacked by fungi and bacteria // Bot.Rev., 1970. V. 36. № 1. P. 1—28.

*Williams P.H.* Measuring biodiversity value // World Conservation, 1996. 1. P. 12—14.

*Williams P.H., Gaston K.J.* Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness? // Biological Conservation, 1994. 67. P. 211—217.

*Williams P.H., Humphries C.J., Gaston K.J.* Centres of seed-plant diversity: the family way // Proceedings of the Royal Society, Biol. Sci., 1994. 256. P. 67—70.

*Willis A.J.* Plant diversity and change in a species-rich dune system // Transact. Biol. Soc. Edinburg., 1985. V. 44. N 4. P. 291—308.

*Wisheu I.C., Keddy P.A.* Species richness standing crop relationships along four lakeshore gradients: constrains on the general model // Can.J.Bot., 1989. V. 67. N 6. P. 1609—1617.

*Wuketits F.M.* Natur & wissenschaften: The Status of Biology and the Meaning of Biodiversity // Naturwissenschaften, 1997. 84. N 11. P. 473—479.

Zhang X.Q. Fungal flora of Daba mountains: Aphylophorales and some Basidiomycota // Mycotaxon, 1997. 61. P. 41—45.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Научное издание

**Сафонов Максим Анатольевич**

# СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом Института степи
и НИСО УрО РАН

ЛР № 020764 от 24.04.98 г.

Редактор В. С. Аллаярова
Технический редактор Т. Ю. Ивукина
Корректор С. В. Литвинова

НИСО УрО РАН № 108 (02). Подписано в печать 25.12.02 г.
Формат 60×84 1/16. Печать офсетная.
Бумага типографская. Усл.печ.л. 17. Уч.-изд.л. 18,0.
Тираж 150. Заказ 70.

Типография УрО РАН
620019. Екатеринбург, ул. С. Ковалевской, 18.